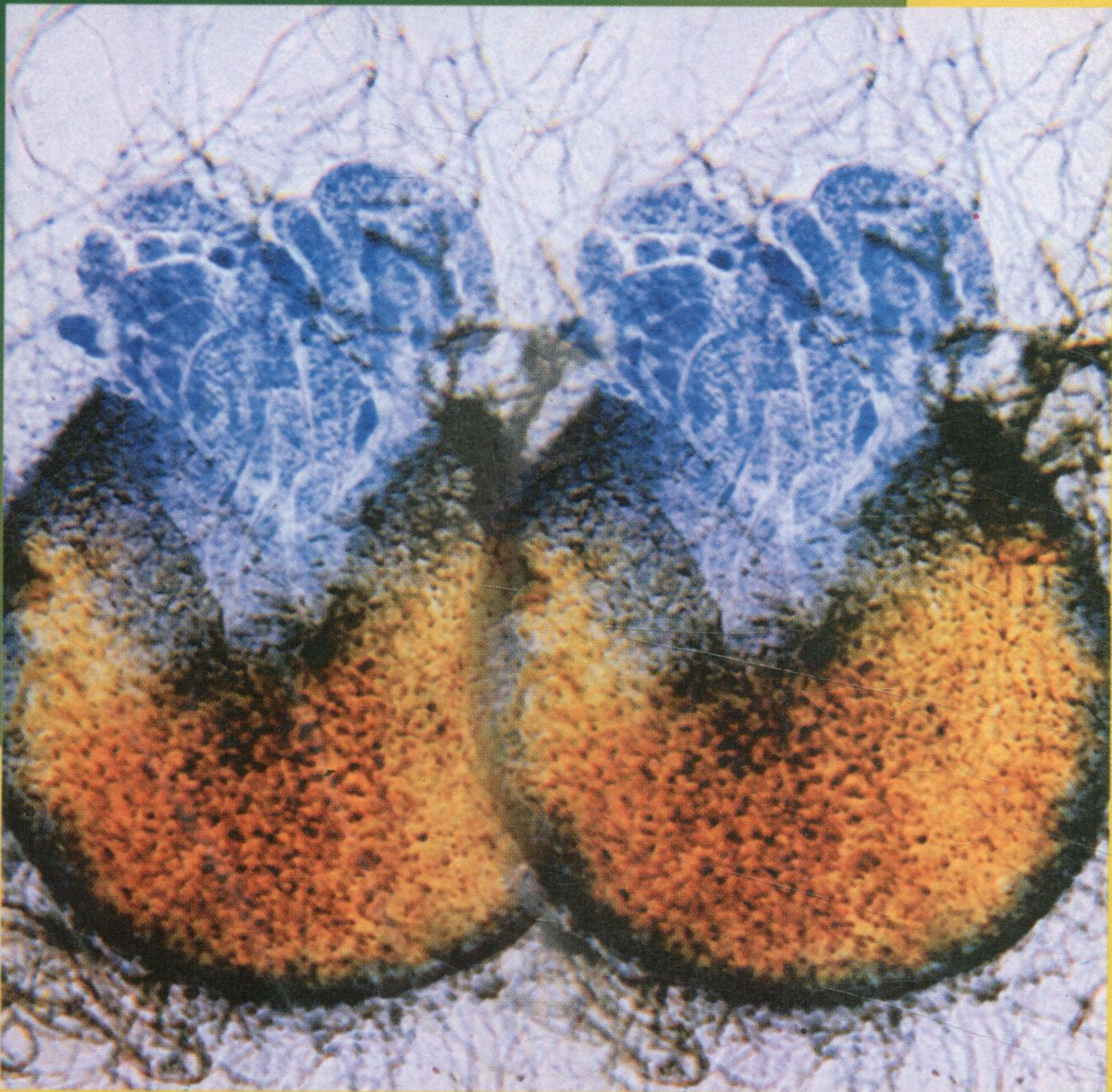
الفطريات

الفسيولوچى ، التكاثر
وعلاقتها بالبيئة والإنسان

(الجزء الثانى)



ا.د. محمد محمد عمار

الدار العربيه للنشر والتوزيع



الفهـــرســات

الفطريات

الجزء الثانى

الفسيولوجى، التكاثر وعلاقتها بالبيئة والإنسان

تأليف

الأستاذ الدكتور/ محمد محمد عمار

أستاذ أمراض النبات

كلية الزراعة - جامعة المنوفية

الدار العربية للنشر والتوزيع

الفطـــريـــات

رقم الإيداع ١٥٩٧ / ٢٠٠٢
I.S.B.N 977 - 258 - 177 - 0

الطبعة الأولى

٢٠٠٣

للدار العربية للنشر والتوزيـــع

٣٢ ش عباس العقاد مدينة نصر - القاهرة

ت : ٢٧٥٣٣٣٥ فاكس : ٢٧٥٣٣٨٨

بسم الله الرحمن الرحيم

أَفَرَأَيْتُم مَّا تَحْرُثُونَ (٦٣) أَأَنتُمْ تَزْرَعُونَهُ أَمْ نَحْنُ الزَّارِعُونَ
(٦٤) لَوْ نَشَاءُ لَجَعَلْنَاهُ حُطَامًا فَظَلْتُمْ تَفَكَّهُونَ (٦٥)

«صدق الله العظيم»

«سورة الواقعة»

مقدمة الناشر

يتزايد الإهتمام باللغة العربية يوما بعد يوم ، ولا شك أنه فى الغد القريب ستستعيد اللغة العربية هيبتها التى طالما إمتهنت وأذلت من أبنائها وغير أبنائها ، ولا ريب فى أن إذلال لغة أية أمة من الأمم هو إذلال ثقافى وفكرى للأمة نفسها ، الأمر الذى يتطلب تضافر جهود أبناء الأمة رجالا ونساء ، طلابا وطالبات ، علماء ومثقفين ، مفكرين وسياسيين فى سبيل جعل لغة العروبة تحتل مكانتها اللائقة ، التى اعترف المجتمع الدولى بها لغة عمل فى منظمة الأمم المتحدة ومؤسساتها فى أنحاء العالم ؛ لأنها لغة أمة ذات حضارة عريقة أستوعبت - فيما مضى - علوم الأمم الأخرى ، وصهرتها فى بوتقتها اللغوية والفكرية ، فكانت لغة العلوم والآداب، ولغة الفكر والمخاطبة .

إن الفضل فى التقدم العلمى الذى تنعم به دول أوربا اليوم يرجع فى واقعه إلى الصحوة العلمية فى الترجمة التى عاشتها فى القرون الوسطى . فقد كان المرجع الوحيد فى العلوم الطبية والعلمية والإجتماعية هو الكتاب المترجم عن العربية لإبن سينا وابن الهيثم والفارابى وابن خلدون وغيرهم من العمالقة العرب. ولم ينكر الأوربيون ذلك ، بل يسجل تاريخهم ماترجموه عن حضارة الفراعنة والعرب والإغريق ، وهذا يشهد بأن اللغة العربية كانت مطواعة للعلم والتدريس والتأليف ، وأنها قادرة على التعبير عن متطلبات الحياة وما يستجد من علوم ، وأن غيرها ليس بأدق منها ، ولا أقدر على التعبير . ولكن ما أصاب الأمة من مصائب وجمود بدأ مع عصر الاستعمار التركى ، ثم البريطانى والفرنسى ، عاق اللغة عن النمو والتطور ، وأبعدها عن العلم والحضارة ، ولكن عندما أحس العرب بأن حياتهم لابد من أن تتغير ، وأن جمودهم لابد أن تدب فيه الحياة ، فاندفع

الرواد من اللغويين والأدباء والعلماء فى إنماء اللغة وتطويرها ، حتى أن مدرسة قصر العينى فى القاهرة ، والجامعة الأمريكية فى بيروت درّستا الطب باللغة العربية أول إنشائهما . ولو تصفحنا الكتب التى ألفت أو ترجمت يوم كان الطب يدرس فيها باللغة العربية لوجدناها كتب ممتازة لاتقل جَودة عن أمثالها من كتب الغرب فى ذلك الحين ، سواء فى الطبع ، أم حسن التعبير ، أم براعة الإيضاح ، ولكن هذين المعهدين تنكرا للغة العربية فيما بعد ، وسادت لغة المستعمر ، وفرضت على أبناء الأمة فرضا ، إذ رأى الأجنبى أن فى خنق اللغة مجال لعرقلة تقدم الأمة العربية . وبالرغم من المقاومة العنيفة التى قابلها ، إلا أنه كان بين المواطنين صنائع سبقوا الأجنبى فيما يتطلع إليه ، فتفننوا فى أساليب التملق له اكتسابا لمرضاته ، ورجال تأثرو بحملات المستعمر الظالمة ، يشككون فى قدرة اللغة العربية على استيعاب الحضاره الجديدة ، وغاب عنهم ماقاله الحاكم الفرنسى لجيشه الزاحف إلى الجزائر : (علموا لغتنا وانشروها حتى نحكم الجزائر ، فإذا حكمت لغتنا الجزائر ، فقد حكمناها حقيقة) .

فهل لى أن أوجه النداء إلى جميع حكومات الدول العربية بأن تبادر – فى أسرع وقت ممكن – إلى اتخاذ التدابير ، والوسائل الكافية باستعمال اللغة العربية لغة تدريس فى جميع مراحل التعليم العام ، والمهنى ، والجامعى ، مع العناية الكافية باللغات الأجنبية فى مختلف مراحل التعليم لتكون وسيلة الإطلاع على دور العلم والثقافة والانفتاح على العالم . وكلنا ثقة من إيمان العلماء والأساتذة بالتعريب ، نظرا لأن استعمال اللغة القومية فى التدريس ييسر على الطالب سرعة الفهم دون عائق لغوى ، وبذلك تزداد حصيلته الدراسية ، ويرفع بمستواه العلمى ، وذلك يعتبر تأصيلا للفكر العلمى فى البلاد ، وتمكيناً للغة القومية من الازدهار والقيام بدورها فى التعبير عن حاجات المجتمع ، وألفاظ ومصطلحات الحضارة والعلوم .

ولا يغيب عن حكوماتنا العربية أن حركة التعريب تسير متباطئة ، أو تكاد

تتوقف بالرغم من محاولات جادة إتخذتها سوريا فى الآونة الأخيرة لحمل مشعل التعريب فى مجالات العلوم المختلفة بما فيها الطب والصيدلة .. ولعلى أذكِّر بأن إسرائيل قد ترجمت العلوم إلى اللغة العبرية ، علما بأن عدد من يتخاطب بها فى العالم لا يزد على خمسة عشر مليونا من اليهود، كما أنه من خلال زياراتى لبعض الدول واطلاعى ، وجدت كل أمة من الأمم تدرس بلغتها القومية مختلف فروع العلوم والآداب والتقنية ، كاليابان ، وأسبانيا ، ودول أمريكا اللاتينية ، ولم تشكك أمة من هذه الأمم فى قدرة لغتها على تغطية العلوم الحديثة ، فهل أمة العرب أقل شأنا من غيرها ؟!

وأخيرا ... وتمشياً مع أهداف الدار العربية للنشر والتوزيع ، وتحقيقا لأغراضها فى تدعيم الإنتاج العلمى ، وتشجيع العلماء والباحثين على إعداد مناهج التفكير العلمى وطرائقه وإعادتها إلى رحاب لغتنا الشريفة ، تقوم الدار بنشر هذا الكتاب المتميز الذى يعتبر واحداً من أبرز مانشرته الدار من الكتب العربية التى قام بتأليفها نخبة ممتازة من أساتذة الجامعات المصرية والعربية المختلفة .

وبهذا .. ننفذ عهدا قطعناه على المضى قدما فيما أردناه فى خدمة لغة الوحى، وفيما أراده الله تعالى لنا من جهاد فيها .

وقد صدق الله العظيم حينما قال فى كتابه الكريم (وقل إعملوا فسيرى الله عملكم ورسوله والمؤمنون ، وستردون إلى عالم الغيب والشهادة فينبئكم بما كنتم تعملون) .

محمد دربالة

الدار العربية للنشر والتوزيع

نبذة عن المؤلف

أ.د. محمد محمد بيومى عمار

* من مواليد القليوبية ١٩٤٦/١٢/٤ .

* متزوج ووهبه الله بنتين وولد : سماء ، ندى ، أحمد .

* تلقى تعليمه قبل الجامعى بشبين القناطر - محافظة القليوبية .

* حصل على بكالوريوس العلوم الزراعية (أمراض نبات) عام ١٩٦٨ بتقدير عام جيد جدا (٦ر٨٤ ٪) من كلية الزراعة جامعة عين شمس .

* جند بالقوات المسلحة عام ١٩٦٨ فى سلاح الدفاع الجوى ؛ وعمل بكتائب الصواريخ والمدفعية والرادار وشارك فى حروب الاستنزاف .

* عين معيدا بكلية الزراعة بشبين الكوم عام ١٩٧٠ .

* حصل على درجة الماجستير (أمراض نبات) عام ١٩٧٥ من كلية الزراعة جامعة طنطا .

* سافر إلى يوجوسلافيا عام ١٩٧٨ لدراسة الدكتوراه ؛ حيث درس اللغة الصربوكرواتية ببلجراد لمدة عام ونصف .

* حصل على درجة الدكتوراه من جامعة نوفى ساد» عام ١٩٨٣ .

* رأس إتحاد الطلاب المصريين بيوجوسلافيا فى الفترة من ١٩٧٩ إلى ١٩٨٣ .

* عين مدرسا بكلية الزراعة جامعة المنوفية عام ١٩٨٣ ، ثم أستاذا مساعدا عا
١٩٨٧ ، ثم أستاذا بذات الكلية عام ١٩٩٤ .

* عمل أستاذا للفطريات والنبات والتقنية الدقيقة بكلية العلوم بمصراته – ليبيا في الفترة من ١٩٩٠ – ١٩٩٥ ، واختير عضوا بأمانة أعضاء هيئة التدريس خلال هذه الفترة .

* عضو جمعية أمراض النبات المصرية ، جمعية الميكروبيولوجيا المصرية ، جمعية وقاية النبات اليوجوسلافية .

* شارك ولا يزال في العديد من المشروعات البحثية المتعلقة بمكافحة أمراض النباتات وتقدير الخسائر الناتجة عنها .

* شارك في العديد من المؤتمرات العلمية المحلية والعربية والدولية (مصر – ليبيا – يوجوسلافيا – الولايات المتحدة) .

أشرف وناقش ما يقرب من عشرين رسالة ماجستير ودكتوراه في مجال أمراض النبات .

* أصدر أكثر من ثلاثين بحثا علميا في مجالات الفطريات – أمراض النبات – والمكافحة الحيوية لأمراض النبات .

* سافر في مهمة علمية للولايات المتحدة الأمريكية عام ٢٠٠٠ .

بسم الله الرحمن الرحيم

الإهداء

إلى من وهبني الله من أبناء

سماء ، ندى ، أحمد

سائلا الله لهم الهداية والتوفيق

تقديم

بسم الله الرحمن الرحيم الحمد لله رب العالمين ، الرحمن الرحيم ، مالك يوم الدين . . والصلاة والسلام على أشرف المرسلين سيدنا محمد وعلى آله وصحبه أجمعين . .

الحمد لله الذى فضَّل الإنسان بالعقل والعلم على كثير من المخلوقات ؛ فسبحانه عز من قائل : ﴿ وَلَقَدْ كَرَّمْنَا بَنِي آدَمَ وَحَمَلْنَاهُمْ فِي الْبَرِّ وَالْبَحْرِ وَرَزَقْنَاهُم مِّنَ الطَّيِّبَاتِ وَفَضَّلْنَاهُمْ عَلَىٰ كَثِيرٍ مِّمَّنْ خَلَقْنَا تَفْضِيلاً ﴾(٧٠) ﴿الإسراء﴾

لقد تعرضنا فى الجزء الأول من كتاب «الفطريات» للشكل الخارجى والتقسيم ، وأود أن يصادفنا التوفيق فى هذا الجزء الثانى والذى يتضمن الفسيولوجى ، التكاثر ، علاقة الفطريات بالبيئة واستخدامات الإنسان .

ومن المعروف أن الفسيولوجى هو علم دراسة وظائف الأعضاء فى الكائنات الراقية . ولما كانت الفطريات لا تشتمل على أعضاء حقيقية .. فإن فسيولوجيا الفطريات تهتم بدراسة تأثير الظروف البيئية المحيطة على نمو وأيض مثل هذه الكائنات (الفصلين الأول والثانى) .

ويتعرض الفصل الثالث للتكاثر اللاجنسى والجنسى فى الفطريات والعوامل المؤثرة عليه سلبا أو إيجابا . فى حين يستعرض الفصل الرابع الطرز المختلفة للجراثيم (الأبواغ) ، طرق تكونها وإنتشارها .

وتلعب الفطريات دورا هاما فى التوازن البيئى ؛ حيث أنها تشترك مع الكائنات الحية الدقيقة الأخرى فى التخلص من نفايات الطبيعة النباتية والحيوانية . إنها تقوم بتحليل هذه النفايات وتعيد إلى الكون ما تختزنه الأجسام الميتة من عناصر أساسية وضرورية لاستمرار الحياة على كوكب الأرض (مثل الكربون ، النيتروجين ، الفوسفور ..... الخ) .

ولما كانت الفطريات تمتلك خاصية تحليل المواد ؛ فإنها ستتلف – ولا شك – منتجات الإنسان الحضارية من أثاث ومأكل وملبس إذا صادفتها . كما أن بعض الفطريات تفرز فى الوسط الذى تنمو عليه سموما قد تودى بحياة الإنسان أو حيواناته . ولذلك عرضنا بعض الأمثلة لما سبق فى الفصل الخامس (الفطريات كمترممات) .

ويعرض الفصل السادس الفطريات كمفترسات ومتطفلات وكيف يمكن استخدامها فى عمليات المكافحة الحيوية للحشرات الضارة أو الأمراض النباتية . كما يتضمن هذا الفصل الفطريات المتطفلة على الطيور والثدييات والأمراض التى تسببها للإنسان والحيوان وكذلك بعض أمراض النبات .

وليست المشاركة الفطرية لكائن آخر هى صورة تطفلية ضارة به على وجه العموم . فقد لوحظت صور الحياة التكافلية (تبادل النفع) بين الفطريات من جانب وأى من الطحالب ، الحشرات ، النباتات من جانب آخر . بل قد تصل نسبة النفع المتبادل إلى حد القول بأن النبات هو الذى يتطفل على الفطر فى بعض الأحيان . ويأتى ذكر الفطريات كمتكافلات فى الفصل السابع .

وأخيرا .. وفى الفصل الثامن نتعرض لعلاقة الفطريات بالإنسان والذى قد يستخدمها مباشرة كغذاء ، أو يكون سئ الحظ فيقع صريعا بسمومها . والكثير من البشر يستخدم الفطريات كوسيط لإعداد طعامه وشرابه ودوائه ؛ أو يستغلها ببراعة للحصول على منتجات صناعية هامة سواء للاستهلاك المحلى أو للتصدير .

إن الفطريات كواحدة من ممالك الأحياء الخمس يجب أن تدرس جيدا حتى نتمكن من الاستفادة منها بالصورة المثلى فتعطينا خيرها ونتقى شرورها . وهذا ما تسعى إليه الدول المتقدمة .

ولا يفوتنى فى هذا المقام أن أشكر كل من علمنى حرفا منذ نعومة أظافرى وحتى ألقى ربى . كما أشكر الأخ العزيز الأستاذ/ سمير سلطان صاحب مركز سلطان العلمى للكمبيوتر بشبين الكوم والذى قام بكتابة هذا الكتاب .. والأخ الحبيب الأستاذ/ محمد درباله صاحب الدار العربية للنشر والتوزيع ذائعة الصيت فى الوطن العربى .

والله أسأل التوفيق ،،،

المؤلف

المحتويات

الموضوع	الصفحة

الموضـــــــوع	الصفحة

الموضـــــوع	الصفحة

الموضـــــوع	الصفحة

الموضـــــوع	الصفحة

الموضـــــوع	الصفحة

الموضــــــوع	الصفحة

الموضـــــوع	الصفحة

الموضــــــوع	الصفحة

الموضوع	الصفحة

الموضـــــــوع	الصفحة

الموضـــــوع	الصفحة

الفصـــل الأول

النمـــــــو
Growth

جميع الكائنات لها القدرة على الزيادة فى الكتلة بواسطة إنقسام الخلية ، تضخم الخلية ، أو كليهما . ويطلق على مثل هذه الزيادة فى الكتلة مصطلح النمو . وتلعب هذه العمليات أدوارا متباينة الأهمية فى مختلف الكائنات . وبالمقارنة فى الكائنات البسيطة وحيدة الخلية (متضمنة الخمائر) ، يحدث النمو بصفة دائمة بالإنقسام الخلوى ، الذى يؤدى إلى زيادة العدد وبالتالى فهو عملية تكاثرية . وتضخم الخلية الذى يصحبه انقسام النواة وتخليق السيتوبلازم ، هو المسئول الأساسى عن نمو الفطريات السينوسيتية ، والثالوسات غير الميسليومية مثل أفراد البلاستوكلاديالات . أما الفطريات الميسليومية ، فهى مثل الكائنات الأخرى عديدة الخلايا ، تنمو عن طريق الانقسام الخلوى والتضخم معا .

ميكانيكية النمو فى الفطريات عديدة الخلايا :

Mechanics of Growth in Multicellular Fungi

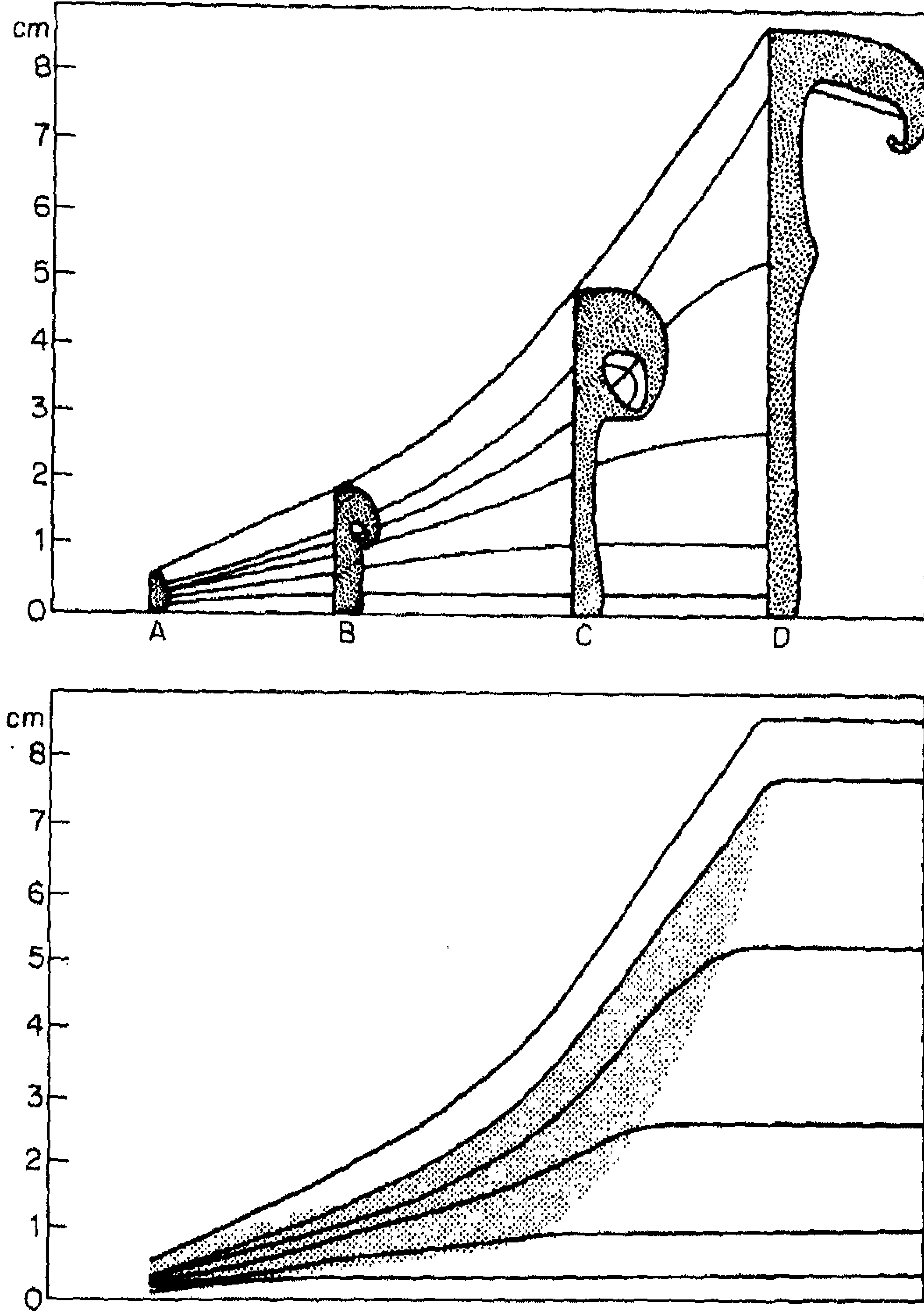
إيتكون الخيط الفطرى أساسا من جدار خلوى صلب يحيط بسيتوبلازم به فجوات عصارية ، وطرف الخيط الفطرى (ذو جدار مرن ، وعدد كبير من الأنوية ، وسيتوبلازم ليست به فجوات عصارية) . ويشكل طرف الهيفا هذا حوالى ٥٠ –

١٠٠ ميكرون من الطرف الأخير للخيط الفطرى . وكما سبق الوصف فى الفصل الأول - الجزء الأول ، يحدث النمو فى الفطريات الميسليومية بواسطة تمدد طرف الخيط الفطرى ، بينما ليس للأجزاء المسنة من الخيوط الفطرية المقدرة على النمو . ورغم أن الهيفات المسنة لا تستطيع النمو ، إلا أن لها دور هام فى تدعيم نمو الطرف حيث يتكون البروتوبلازم الجديد بها وينتقل إلى طرف الهيفا بالتيار السيتوبلازمى النشط . (ويشير استخدام المواد المشعة أن معدلات تخليق البروتين والحمض النووى ريبونيوكليك لا تتناقص بشدة فى مناطق الخيط الفطرى البعيدة عن قمة الهيفا) . هذا هو الانتقال النشط للمكونات المخلقة التى تؤدى إلى امكانية معدل نمو سريع لقمة الخيط الفطرى (Zabkar, 1959) ، والذى يكون فى مزرعة *Neurospora* حوالى ٣ر٦ إلى ٣ر٨ ملليمتر / ساعة (Ryan *et al.*, 1943) .

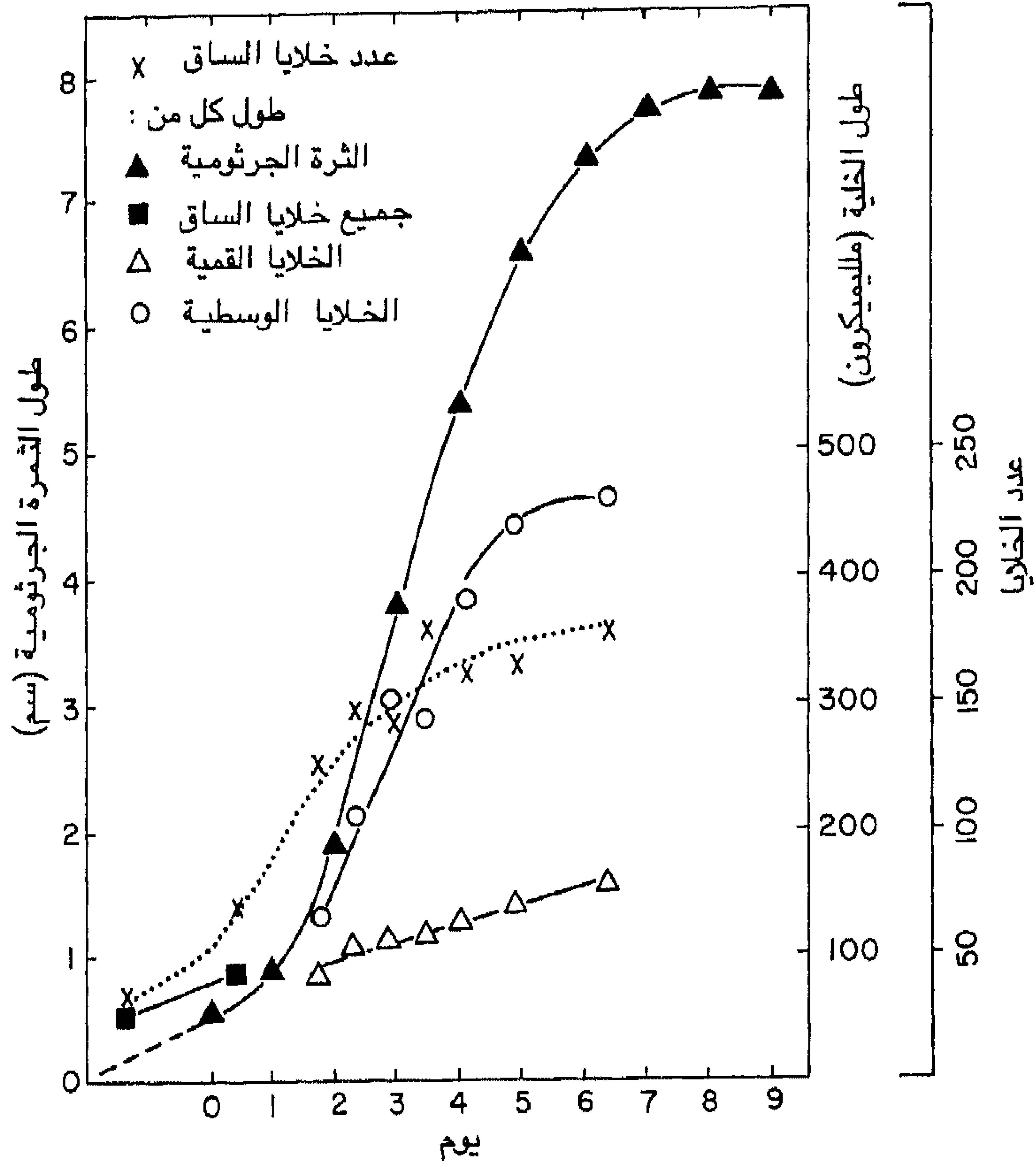
وتكون الهيفا النامية عادة أفرعا فى تعاقب قمى (تتدرج فى الصغر تجاه القمة) خلف قمة الهيفا . ويتم تكوين الفرع بليونة موضعية فى منطقة سابقة من جدار الخيط الفطرى الصلب ، ثم ينمو الفرع من هذا الجزء . وهذا الفرع الأولى ينمو منه عادة نظم أفرع من الدرجات الثانية والثالثة . وعند بدء نمو فرع ، يجب أن يتكشف جدار خلوى سميك وأن تظهر قمة نامية جديدة . وهذه العملية سريعة للغاية ، إذ تحتاج فقط حوالى ٤٠ - ٦٠ ثانية (Burnett, 1976) . والسيادة القمية النموذجية تكون واضحة ؛ وهذه هى ، أن الهيفا المنتجة للأفرع تستمر فى النمو بمعدل أكثر سرعة وتكون عادة أطول من الأفرع التى تنتجها . ولهذا السبب ، يظهر نموذج النمو المثالى فى صور محور مركزى طويل تتفرع منه محاور أقصر ؛ وكل محور مركزى طويل يكون أطول من الأفرع التى يحملها ، ويشبه ذلك تماما صورة شجرة صنوبر ثنائية الأبعاد . ويمكن أن يتحطم نموذج

النمو هذا فى المزرعة ، لأن الميسليوم يظهر رغبة قوية فى إحتلال كل الوسط أثناء نمو المستعمرة . وفى هذه الحالة ، يمكن أن تفقد السيادة القمية للهيفات القائدة ويمكن للهيفات الفرعية النامية منها أن تنمو بمعدل أسرع فى الفراغ غير المحتل . ويؤدى طراز النمو هذا إلى تكوين مستعمرة مستديرة على البيئة الصلبة والتى لاتوجد بها موانع اعتراضية أو إلى تكوين مستعمرة كروية فى البيئة السائلة . وميكانيكية التحكم فى التفرع والسيادة القمية لم تعرف بعد .

وتتكون الثمار الجرثومية المعقدة والأجسام الحجرية من ميسليوم متحور لتكوين خلايا وأنسجة محددة . وتتميز الثمار الجرثومية بوجود مناطق نسيجية والتى تستطيل ، تتمدد ، وتتغير أثناء النمو لتعطى الثمرة الجرثومية شكلها النهائى الناضج (شكل ١) . وبعض مناطق الأنسجة النامية (تتكون عادة من هيفات متوازية محكمة الحزم) تبدو أنشط فى نموها عن قممها ، التى تمتلك السيتوبلازم الكثيف والأنوية العديدة المميزين لقمم الهيفات النامية . فعلى النقيض من الهيفات ، تظهر الخلايا فى الثمرة الأسكية أو الثمرة البازيدية حالات بينية من التضخم ، الاستطالة ، أو التقسيم بعد تكوينها (شكل ٢) . وفى أحد الثمار الأسكية ، يمكن لهيفات إضافية أن تشق طريقها لأعلى خلال النسيج النامى جزئيا ، وبهذه الطريقة تزداد كتلة النسيج العقيم والطبقة الخصيبة فى الثمرة الأسكية . والأجسام الحجرية التى تفتقر إلى نقط نمو محددة ؛ الموجودة فى الثمار الأسكية والثمار البازيدية ؛ تصل إلى حجمها النهائى باستطالة الهيفات الخصبة وتفرعها ، ثم يتبع ذلك تضخم واضح للخلايا .



شكل (١) : فـوق : منحنى تخطيطي للفطر *Agaricus campestris* يوضح أربع مـراحل مـختلفة . رسمت الخطوط خلال نقاط متجانسة . المحور الأفقي هـو فقط عبارة عن تقـدير تقريبى للزمن . أسفل : نفس الشكل العلوى ، ولكن مناطق الساق التى تمثل عملية الاستطالة (كمثال لمنطقة النمو) تقع داخل المنطقة المظللة . بهذه الطريقة يمكن مشاهدة تمدد منطقة النمو عند كل مرحلة من النمو .



شكل (٢) : نمو الثمرة الجرثومية وقد قدر بمعدل النمو وعدد جميع الخلايا الفردية ، كما شوهد فى فطر عيش الغراب *Flammulina velutipes* .

قياس النمو الفطرى : Measurement of Fungal Growth

إن أبسط طريقة لتقدير نمو فطرى هى بواسطة القياس الخطى (سرعة النمو) . فيمكن الحصول على التغير فى قطر مستعمرة نامية على الآجار بعد فترة من الزمن . وبطريقة أخرى ، يمكن أن تستخدم أنبوبة نمو أفقية ذات طول

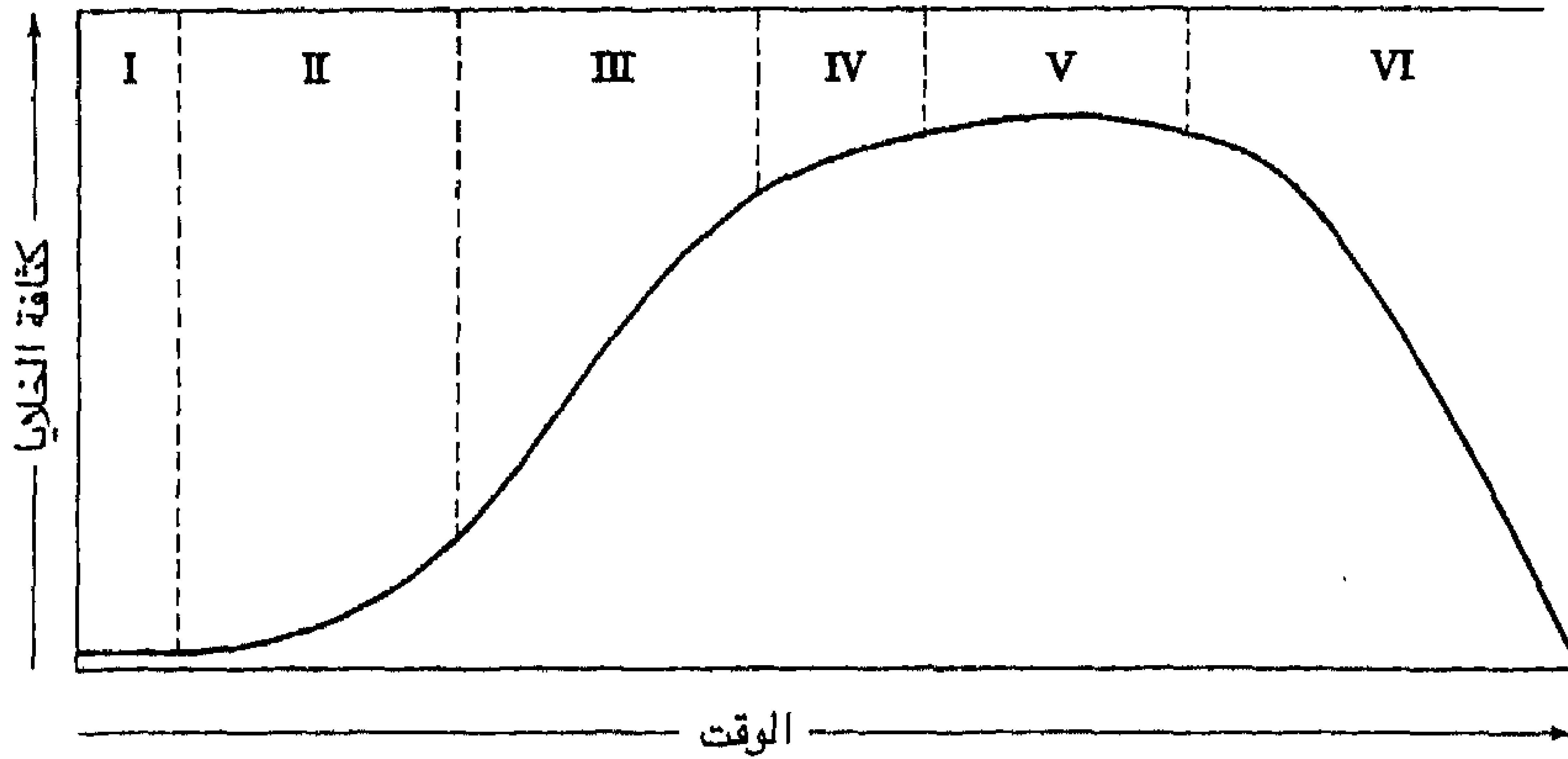
حوالى ٤٠ سنتيمترا وتحتوى على طبقة من الآجار وذلك بالقياس من نقطة التلقيح إلى حافة الميسليوم المتقدمة على فترات أو بالقياس الميكروسكوبى للهيفات الفردية . وهذه الطرق هى الأبسط حقيقة ، وذات قيمة فى إجراء تقديرات مبدئية للنمو ، كما أنها غير متلفة ؛ حيث تسمح بتكرار التقديرات لنفس الميسليوم . ولكنها تفشل فى حسابات الميسليوم الهوائى أو الميسليوم المطمور فى الآجار كما تفشل أيضا فى التمييز بين انتشار الميسليوم على البيئة والإنتاج الفعلى الكلى للميسليوم .

والطريقة الأكثر دقة فى قياس نمو فطرى هى تقدير الوزن الجاف الناتج (كمية النمو) ، حيث تلقح بيئة سائلة بالفطر ، وبعد فترة النمو ، نتحصل على الميسليوم الناتج بالترشيح أو الطرد المركزى ، يجفف ، ثم يوزن . وعلى العكس من التقنيات الخطية ، فهذه الطريقة متلفة ويجب أن تستخدم أعدادا كبيرة من المزارع تباعا من أجل الحصول على معدلات النمو بعد فترة زمنية ، كما أنها تقيس نواتج التخزين المتجمعة بدلا من البروتوبلازم الجديد .

أما نمو الفطريات وحيدة الخلية ، مثل الخمائر ، فيجب بأن تقدر بالطرق البكتيرية ، مثل التغيرات فى إمتصاص الضوء أو تشتيت الضوء فى مزرعة على بيئة سائلة . وهذه التقنيات سهلة الإجراء وتسمح بتكرار العمل على مزرعة واحدة .

حركة النمو الفطرى : Kinetics of Fungal Growth

إذا تتبعنا معدل نمو كائنات وحيدة الخلية مثل البكتريا أو الخمائر فى مزرعة سائلة من وقت التلقيح حتى تردى النمو ، ينتج نموذج نمو يمكن تقسيمه إلى

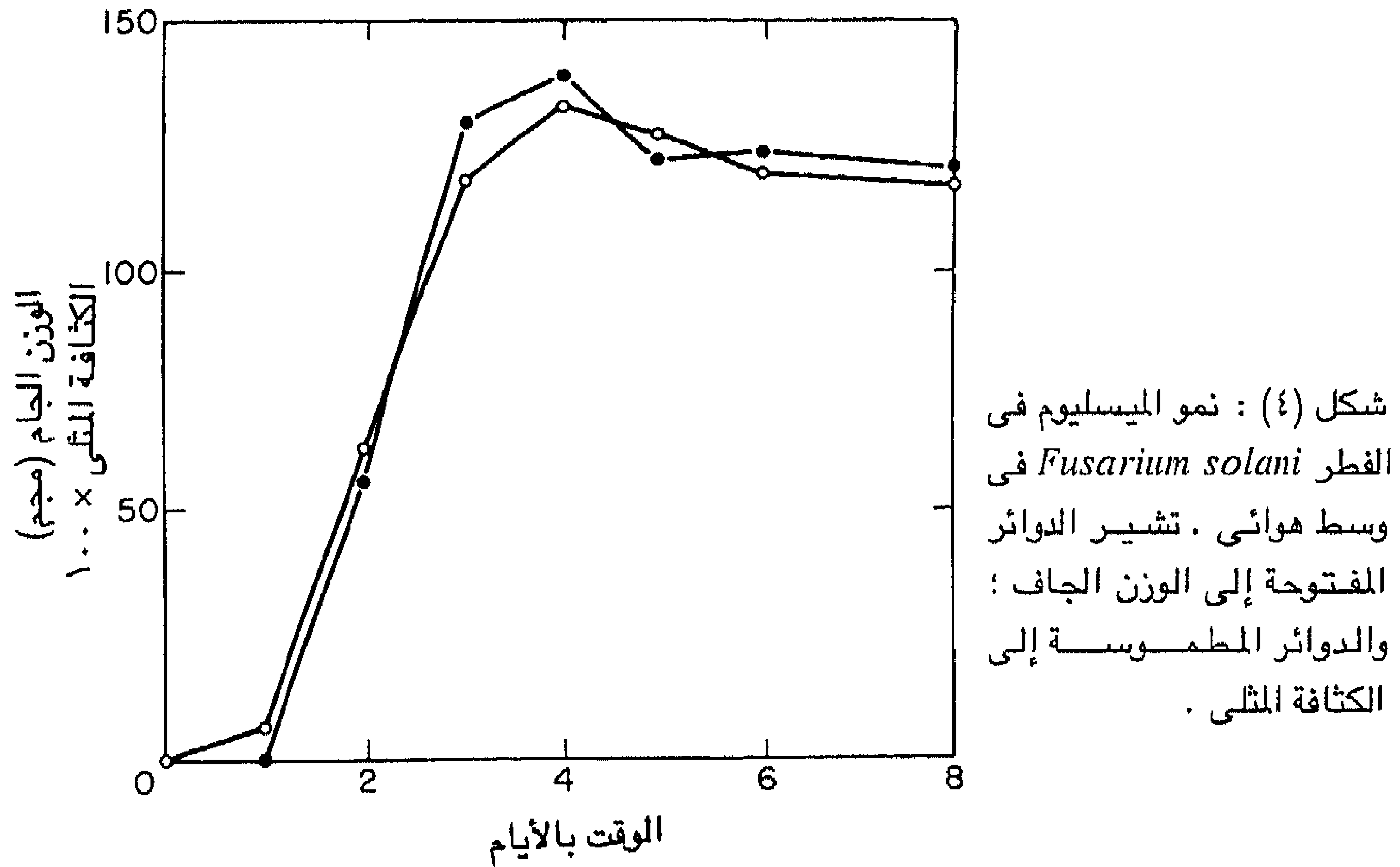


شكل (٣) : منحنى نمو مثالى لكائن وحيد الخلية مثل الخميرة . أنظر النص لمناقشة الأطوار المشار اليها .

المراحل التالية (شكل ٣) . المرحلة I (طور التثبت – الركود) وهى فترة تحدث بعد التلقيح وقبل أن يأخذ أى إنقسام خلوى مكانه . المرحلة II (طور النمو اللوغاريتمى أو الأسى) وينشأ عند بدء الانقسام الخلوى ويميز الانتقال بين مرحلتى السكون والنمو النشط . المرحلة III (طور الظهور) ويبلغ عندما يحدث الانقسام الخلوى ويصل إلى معدل ثابت . وخلال المرحلة III تتم أكبر زيادة فى عدد الخلايا ؛ فهذه هى زيادة هيكلية بالعدد . المرحلة IV (طور الإعلان أو الوضوح) ويتميز بنقص الانقسام الخلوى حتى المرحلة V (طور الثبات أو التوقف) ويصل عندما لا يكون هناك نمو إضافى أو إنتاج جديد للخلايا يكافئ موت الخلايا المسنة . وفى النهاية تحدث الشيخوخة وتتميز بنقص عدد الخلايا الحية (المرحلة VI ، طور التردى أو الموت) . ويختلف الوقت الفعلى اللازم لكل طور بحسب كل كائن والظروف الخاصة التى زرع تحتها .

ورغم أنه يمكن تحديد هذه الأطوار بدقة فى حالة الكائنات وحيدة الخلية فى البيئة السائلة ، فإن الفطريات الميسليومية لا تخضع لمثل هذا الوضوح فى

التحليل الكمى . فانقسام كل خلية إلى خليتين الناتج فى زيادة طور الظهور فى الكائنات وحيدة الخلية يفتقر إليه كما يوجد نشاط تكشفى للخلايا . كما يتحدد النمو بقمة الهيفا فقط ، والتى تنمو بمعدل خطى مختلف ولهذا السبب تتحدد حافة المستعمرة فى معدل خطى . ورغم أن كل هيفا تتحدد فى معدل خطى ، يحدث نمو *Chaetomium globosum* بوضوح أثناء مراحل النمو الأول للمستعمرة إذا أخذ فى الاعتبار جميع الميسليوم المتفرع . وأثناء المراحل المتأخرة لنمو المستعمرة – على أى حال – فإن النمو فى مركز المستعمرة يتردى فى حين تستمر الهيفات الحافية فى معدل نموها الخطى (Plomely, 1959) . وبصورة عامة ، يمكن تقسيم النمو الميسليومى كيفيا إلى الآتى : المرحلة I (طور الركود) حيث لا يشاهد أى نمو ظاهر ، المرحلة II (الطور الخطى) ذو النمو السريع والخطى تقريبا ، والمرحلة III (طور التردى) والذى خلاله لا يحدث أى نمو أى أنه يوجد تردى فى الوزن الجاف يعزى إلى التحلل الذاتى (شكل ٤) .



شكل (٤) : نمو الميسليوم فى الفطر *Fusarium solani* فى وسط هوائى . تشير الدوائر المفتوحة إلى الوزن الجاف ؛ والدوائر المطموسة إلى الكثافة المثلى .

نمو الفطريات في مرزعة : Growth of Fungi in Culture

تنمو الفطريات طبيعيا كمترممات أو متطفلات علي ناتجات الحيوان أو النبات الطبيعة ؛ وهذه هي مواد غاية فى التعقيد تعطى عددا غير معروف من المواد الغذائية لنمو الفطر . ومن المستحيل عادة أو علي الأقل من الصعب جدا علي علماء الفطريات دراسة فسيولوجيا الفطريات فى بيئاتها الطبعية ، ومن المقبول تنمية الفطريات فى المعمل تحت ظروف العوامل الغذائية والبيئية الممكن التحكم فيها وتكرارها وإعادة زراعتها . وبجانب الفسيولوجى ؛ تحتاج مواضيع أخرى كثيرة من الفطريات إلى تنمية الفطريات وجعلها فى متناول اليد فى المعمل (مثل التعريف الروتينى للفطريات المعزولة من الطبقات التحتية الطبيعية ، الدراسات الوراثية أو دراسات النمو ، وللتعليم) . ولهذا السبب ، نحتاج فى المعمل لخلق ظروف غذائية وفيزيائية تسمح للفطريات بالنمو كما لو كانت «طبيعية» بقدر الإمكان .

وأول إحتياجات الزراعة المعملية للفطريات هو إختيار الطبقة التحتية المناسبة . وأبسط هذه المواد هي ما توجد عليها الفطريات فى الطبيعة (الروث ، الحبوب ، الخشب ، إلخ) . تعقم هذه المواد وتستخدم مباشرة ، أو يمكن تنمية الفطريات أيضا على الماءالذى نقعت فيه هذه المواد وعقمت (المستخلصات) . والبيئات من هذا الطراز رخيصة جدا وسهلة التحضير وستلائم فى الغالب الفطريات التى لا تنمو على بيئآت أخرى متخصصة . ومن مساوئ البيئات الطبيعية هى أنها لايمكن مطلقا إعادة تحضيرها بدقة للدراسات الفسيولوجية حيث أنها من تركيب مجهول . وعلى النقيض من ذلك ، تتكون البيئة الصناعية من مواد كيمائية (مثل الجلوكوز ، الأسباراجين ، كبريتات المغنسيوم ، أو البيوتين) حيث أنها معروفة

التركيب والتركيز المراد إستخدامه . والبيئة الصناعية هى فقط طراز البيئة المحددة التى يمكن إعادتها وهى مناسبة للدراسات الفسيولجية الدقيقة ، ولكن الفطريات – بلا شك – تنمو نموا ضعيفا أولا تنمو مطلقا على مثل هذه البيئات . ومثل هذه الفطريات يمكن أن تنمو جيدا على بيئات نصف صناعية ، حيث تماثل أساسا البيئة الصناعية ولكن تضاف إليها بعض الناتجات الطبيعية مثل مستخلص المولت أو نواتج التحليل المائى للخميرة (شكل ٥) . وتمد المواد الطبيعية البيئة بالمواد الغذائية الغير معرفة والتى تشجع نمو الفطر .

Basal semisynthetic medium

Glucose .... 10 g.

Asparagine .... 2 g.

KH_2PO_4 .... 1 g.

$MgSO_4 . 7H_2O$ .... 0.5 g.

Fe^{+++} .... 0.2 mg.

Zn^{++} .... 0.2 mg.

Mn^{++}......................... 0.1 mg.

Biotin .... 5 µg.

Thiamine .... 100 µg.

Distilled water to make .... 1 liter.

Agar (for solid media) .... 20 g.

شكل (٥) : بيئة نصف صناعية تلائم نمو أنواع عديدة من الفطريات .

وبيئات النمو النصف صناعية أو الصناعية يمكن أن تستخدم فى الصورة السائلة أو المتصلبة بالآجار . والآجار هو مادة جيلاتينية عديدة التسكر يحضر من الطحالب الحمراء . يخلط الآجار بالمحلول الغذائى ، يسخن لصهر الآجار ، ثم يسمح له بأن يبرد . وعندما يصل التحضير إلى حوالى٤٥ °م ، يتصلب الآجار إلى جيلى يحتوى على البيئة الغذائية . يوضع التحضير فى دوارق أو أنابيب ثم يعقم بواسطة البخار ، الترشيح ، المعاملة الكيميائية ، أو ، أكثرها شهرة ، بالأوتوكلاف ؛ وهذا يقتل الكائنات الحية الدقيقة الملوثة . تلقح البيئة بعد ذلك بجراثيم أو ميسليوم الفطر .

الإحتياجات الغذائية للنمو :

Nutritional Requierments for Growth

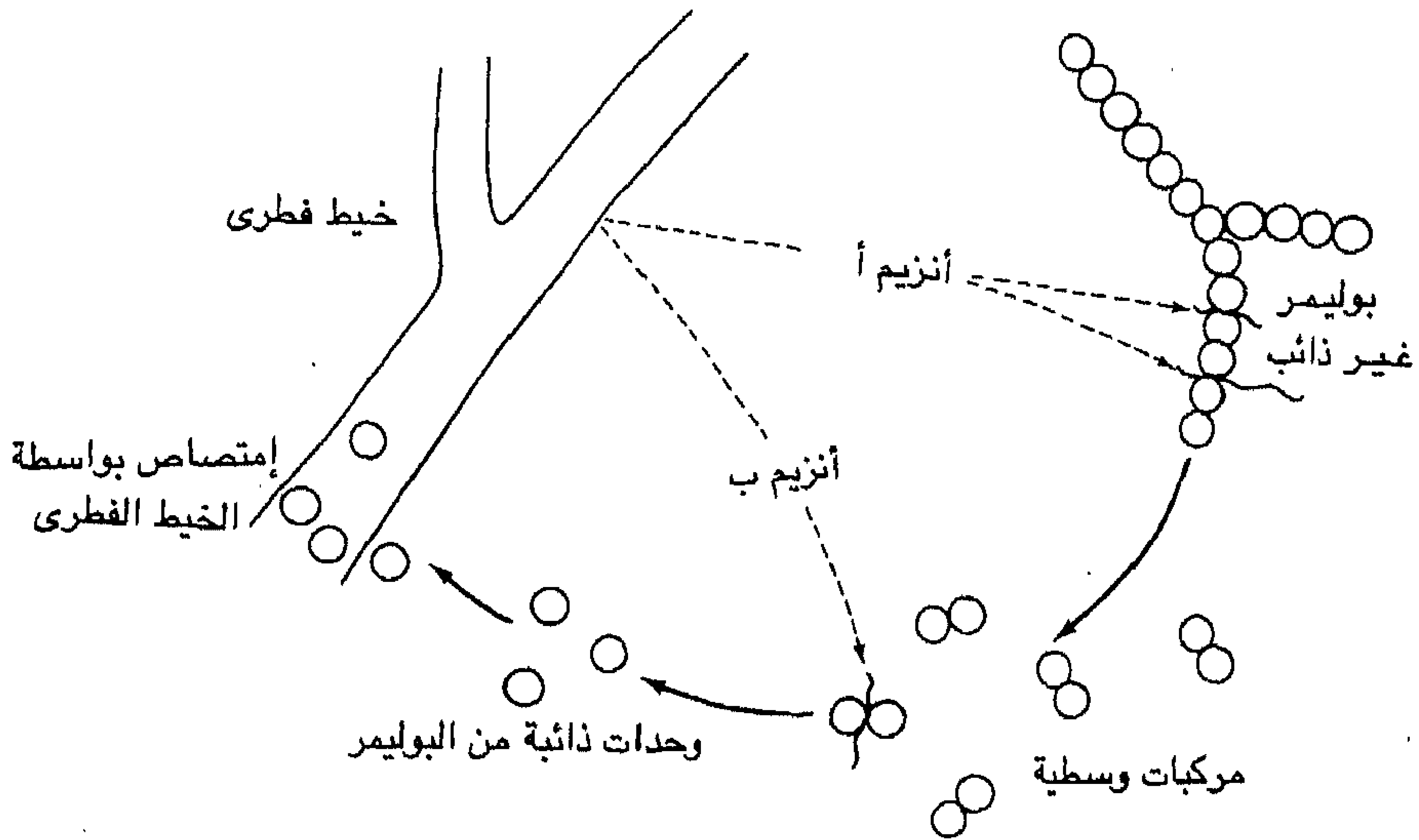
إمتصاص الغذاء : Nutrient Uptake

الأنزيمات الهاضمة : Digestive Enzymes

تكون الفطريات على إتصال مباشرة مع غذائها فى البيئة الطبيعية . والجزيئات الأصغر (مثل السكريات البسيطة والأحماض الأمينية) فى محلول الغشاء المائى المحيط بالهيفات يمكن أن تمتص مباشرة بواسطة الهيفات . أما البوليميرات الأكبر الغير ذائبة مثل السليلوز ، النشا ، والبروتينات فيجب أن تمر بعمليات هضم أولا قبل إمكانية إستخدامها .

والجزيئات الكبيرة جدا لدرجة عدم إمكانية إمتصاصها بالفطر تهاجم بإنزيمات خلوية خارجية . ومثل جميع الإنزيمات الهاضمة ، تتحكم إنزيمات الفطريات الهاضمة فى تفاعلات التحليل المائى التى تجزئ الجزيئات الكبيرة إلى

مكوناتها الأبسط . والإنزيمات الهاضمة عالية التخصص وهي قادرة على التحكم فى التحليل المائى لجزيئات خاصة فقط . أما الهضم الكامل للبوليميرات الكبيرة فهو عملية متدرجة تشترك فيها إنزيمات مختلفة ، حتى تتحرر فى النهاية الجزيئات الصغيرة الذائبة . وهذه الجزيئات الصغيرة هى التى تمتص بواسطة الفطر . وإذا حدث وأمتصت داخل الخلية ، فإن هذه الجزيئات الصغيرة تتأثر مرة أخرى بواسطة الإنزيمات الخلوية الداخلية (شكل ٦) .



شكل (٦) : الهضم والامتطاص بواسطة فطر .

والقابلية لإستهلاك الجزيئات الكبيرة يعتمد لحد بعيد على قابلية الفطر لهضمها ، أى على الإنزيمات التى يمكن للفطر أن يفززها . والفطريات نموذجيا تمتلك عددا كبيرا من الإنزيمات ولكن ، فى معظم الأحيان ، يظل العديد منها

عاطلا عن العمل حتي يلامس الفطر السطح الذى يمكن للإنزيم المتخصص أن يقوم بدوره . ويحدث نمو الفطر الجيد بالتساوى عى الوسط الذى يحتوى المواد الغذائية سواء المعقدة أو البسيطة . وليست هذه هى الحالة الدائمة على أى حال ، إذ يحتمل أن تكون الإنزيمات اللازمة غير موجودة كلية وفى هذه الحالة لايستطيع الفطر النمو على وسط يحتوى على طبقة تحتية غير مهضومة .

وفى بعض الحالات ، تتكون إنزيمات تكيفية . ففطر لا يملك الإنزيمات الهاضمة للنشا ، مثلا ؛ ولكنه إذا نقل إلى وسط يحتوى النشا ، فإنه فى النهاية ينتج الإنزيمات اللازمة ويستهلك النشا .فمن المحتمل أن تحدث طفرة فى نواة واحدة من بين الأنوية العديدة باللقاح أو هؤلاء الذين يتكونون أثناء فترة التحضين وتبقى . وتكون ضغوط الإنتخاب مثل بقاء تلك الطفرة النووية ونموها إلى أنوية تسمح للآلة الوراثية بإنتاج الإنزيمات التى لم تفرز من قبل .

الإمتصاص : Uptake

جميع الأيونات والجزيئات التى تدخل الخلية الفطرية يجب أن تمر خلال كل من الجدار الخلوى والغشاء البلازمي ، وهو وحدة غشاء يتكون أساسا من الدهن والبروتين . والجدار ذاته مثقب لحد ما ، سامحا بذلك للأيونات والجزيئات بالمرور خلاله . والطبيعة الحقيقية لهذا التثقيب غير معروفة ، ولكنه إفترض أن ثقوبا أو قنوات دقيقة يجب أن توجد (Burnett, 1976). واللاإليكتروليتات فى المحلول يمكن أن تمر خلال الغشاء البلازمى كإستجابة لتدرج التركيز ، إذ تتحرك من التركيز الأعلى إلى المحلول ذو التركيز الأقل . وبنفس النظام تمر الأيونات عبر الغشاءمن تركيز المحلول الأعلى إلى الأقل ، ولكن توجد طاقة التوجيه لتعطى فرقا فى

الضغط الكيميائي الكهربائى فضلا عن الفرق فى التركيز . وفى حالات كثيرة ، تتجمع اللاإليكتروليتات أو الأيونات بواسطة الخلية ، ولكن هذا التجمع لا يمكن حسابه على أنه تم بواسطة تدرج التركيز . . وعرفت الميكانيكية كإنتقال نشط "active transport" ويحتاج لأن تفقد الخلايا طاقة أيضية لتجمع هذه المواد .ويمكن شرح الإنتقال النشط بإفتراض أن نظام حامل "carrier system" يعمل : يوجد بالمحلول مادة خاصة (الحامل) والذى فى قدرته التحرك عبر الغشاء وعندئذ تنفصل عن المحلول الذى يكون بذلك إنتقل من أحد جانبى الغشاءإلى الجانب الآخر ، وبهذه الطريقة يحدث الدخول إلى الخلية . والطاقة الأيضية اللازمة لقيادة النظام الحامل يمكن أن تعطى بواسطة أدينوزين ثلاثى الفوسفات ATP أو بواسطة التدرج الكيميائى الكهربى .

وقد درس إمتصاص المحاليل بتوسع فى خلايا الخميرة . وغشاء خلايا الخميرة له قانون نفاذية للأيونات ، سامحا للقليل بالدخول أو يترك كاستجابة للتدرج الكيميائى الكهربي . ولهذه فائدة بيئية فإذا إعتبرنا أن البيئة الطبيعية للخميرة هى وسط مخفف فسوف تسحب الأيونات من السيتوبلازم . وفضلا عن ذلك ، فلخلية الخميرة كفاءة نقل عالية للأيونات ذات الأهمية الفسيولوجية ، خاصة البوتاسيوم ، المغنسيوم ، والفوسفات . وحجم خلية الخميرة ، مثل الأخري ذات الجدر الخلوية ، ينظم بواسطة الجدار الخلوى وليس بالتركيز الإسموزى . ولاتوجد حاجة للخلية للتحكم فى التركيز الإسموزى ، وتستطيع خلية الخميرة لهذا السبب من تجميع وتخزين كميات كبيرة من الأيونات . هذه الأيونات المخزنة يمكن إستخدامها فى النمو وإنقسام الخلية عندما يصبح النيتروجين متاحا .

وعن اللاإليكتروليتات ، فإن خلية الخميرة تجمع السكريات ، الأحماض

الأمينية ، والنيوكليتيدات عن طريق أجهزة نقل متخصصة وأحماض عضوية بواسطة كل من جهاز نقل متخصص وبواسطة الإنتشار الحر .

ولا يوجد عمل تجريبى مكثف عن إمتصاص الاليكتروليتات واللا إليكتروليتات فى الفطريات الخيطية كما هو فى الخمائر . وفطريات الميكوريزا (الفصل السابع) قد درست بتوسع أكثر من الفطريات الخيطية الأخرى . وعموما فإن النتائج المحتصل عليها من الدراسات على الفطريات الخيطية تتفق مع تلك المتحصل عليها من الخمائر . فمعظم المواد الغذائية تدخل الخلايا الفطرية عن طريق أجهزة إنتقال متخصصة ؛ ويستثنى من ذلك أيونات الأمونيا ويحتمل أيونات النترات ، التى تدخل خلال الإنتشار السلبى . وتؤثر عوامل عديدة على إمتصاص الفطر للمواد المعطاه مثل تركيز أيون الهيدروجين pH ، درجة الحرارة ، المصاحبة الخاصة للإليكتروليتات ، أو الظروف الفسيولوجية للفطر (Burnett, 1976) .

ويعرف القليل عن طريقة دخول الماءإلى الخلية الفطرية ، ولكن يفترض أنه يدخل بالاسموزية .

وإذا حدث ودخلت المواد الغذائية والماءإلى الخلية ، فإنها غالبا تنتقل من جانب إلى آخر . ويعتبر هذا الإنتقال هاما بصفة خاصة فى الخيوط الفطرية ، حيث أن النمو عند قممها يجب أن يدعم ، خاصة عند تكوين التراكيب الكبيرة مثل الثمار الجرثومية والأجسام الحجرية . ويعتقد أن للتيارات السيتوبلازمية عموما لها دور فى الإنتقال بين الخلايا . ويختلف معدل التيار السيتوبلازمى كثيرا . فهي قد تكون عالية جدا وتصل إلى ٩٠ سنتيمترا / ساعة (Burrent, 1976) ولكنها تكون عادة بين ٢ إلي ٢٠ سنتيمترا / ساعة . وتحدث التيارات السيتوبلازمية فى جميع

طرز الهيفات ولا تتأثر بوجود أو غياب الثقوب . وهذه التيارات هى أيضا ثنائية الإتجاه .

العناصر الأساسية : Essential Elements

تعتبر بعض العناصر ضرورية لنمو الفطريات ، وإذا نقص عنصرا أساسيا من الوسط أو الطبقة التحتية ، فلن يبقى الفطر أيا كانت العناصر الموجودة الأخرى .

والدراسات الخاصة بتحديد أى العناصر أساسية يجب أن تعتمد على أساسين . الأول ، يجب تحليل الميسليومات والجراثيم لتحديد أى العناصر موجودة . فإذا كانت عناصر مؤكدة (مثل الكربون ، النيتروجين ، أو البوتاسيوم) موجودة بإستمرار دون الأخذ فى الإعتبار تركيب البيئة التى نمى عليها الفطر ، فبإستطاعتنا الجزم بأن هذه العناصر أساسية لنمو الفطر . الثانى ؛ وهو الطريقة الشائعة الإستخدام ، وهى نتائج دراسات غذائية بإستخدام أوساط صناعية حيث تستبعد العناصر في الوسط واحدا فى كل مرة . فإذا كان الفطر غير قادر على النمو عند إستبعاد الكبريت ، مثلا ، فإن ذلك يجزم بضرورة الكبريت لهذا الفطر . وتحتاج الدراسات الغذائية إلي مصادر كيميائية خالية من التلوث قدر الإمكان ؛ ولهذا السبب ، يجب أن تكون المواد الكيميائية غاية فى النقاء، والماء يجب أن يكون مقطرا فى أوان زجاجية ، والأوانى الزجاجية المستخدمة يجب أن تكون خالية من المواد الكيميائية ويفضل أن تكون من الكوارتز ، والآجار إما يجب ألا يستخدم أو يجب أن ينقىّ بدرجة عالية (يحتوى الآجار طبيعيا علي عديد من آثار العناصر والڤيتامينات التى تعطى تأثيرا إيجابيا على نمو الفطريات) .

العناصر الكبرى الأساسية : Essential Macroelements

يتكون ميسليوم الفطر تقريبا من العناصر الغير معدنية ، الكربون ، النيتروجين ، الهيدروجين ، الأوكسيجين ، الكبريت ، والفوسفور ، ومن العناصر المعدنية ، البوتاسيوم ، والمغنسيوم . وهذه هى العناصر الكبرى التى تحتاج إليها الفطريات بكميات كبيرة نسبيا . ويستخدم الكربون ، النيتروجين ، الهيدروجين ، والأكسيجين فى تكوين الجدر الفطرية وتأخذ كل هذه العناصر دورا وظيفيا فى عمليات التحول الغذائى الدائمة فى البرتوبلازم . ويحصل على الهيدروجين من الماء أو عندما يتم التحول الغذائى للمركبات العضوية . ويحصل على الأوكسيجين من الجو أثناء التنفس (الفصل الثانى) . وسوف نركز إهتمامنا على الكربون ، النيترجين ، والعناصر الكبرى الأخرى .

الكربون Carbon : حوالى نصف الوزن الجاف لخلايا الفطر يتكون من الكربون ، مما يدل على أهمية دورات المركبات الكربونية داخل الخلية . وتستخدم المركبات العضوية كمواد هيكلية كما تمد الخلية بالطاقة أيضا عند الأكسدة . ويحتاج الفطر إلى الكربون بكميات أعظم من أى عنصر أساسى آخر ، فالتغذية الكربونية تحتل نصف الأهمية للفطر .

ويستخدم الفطر موادا عضوية مختلفة أو ثانى أكسيد الكربون كمصدر للكربون . وحتى ثانى أكسيد الكربون الجوى يمكن إستهلاكه بواسطة بعض الفطريات ولكنه لايمد الفطر بكفايته ليعتبر مصدرا وحيدا للكربون . وتتضمن المواد العضوية التى تستخدم بالفطريات الكربوهيدرات (أحادية – ثنائية – قليلة – ، وعديدة التسكر) والأحماض العضوية . وتعتبر الكربوهيدرات أكثر مصادر الكربون أهمية . وتختلف الفطريات كثيرا فى قابليتها لإستخدام مختلف

مصادر الكربون ، وتتغير قابليتها لإستهلاك مصدر كربونى معين بحسب المواد الغذائية الموجودة أو بالظروف البيئية الأخرى مثل تركيز أيون الهيدروجين pH . وإذا تم إمداد أحد الفطريات بخليط من مصادرالكربون ، فإنه أحيانا يستخدم أحدها مفضلا إياه على الأخريات الموجودة . وأيضا خليط مصادر الكربون قد يلائم النمو أكثر من مصدر فردى للكربون (مثل مرافقة الجالاكتوز والجلوكوز يعطيان نموا أكثر من إستعمال أى منهما منفردا) (Burnett, 1976) .

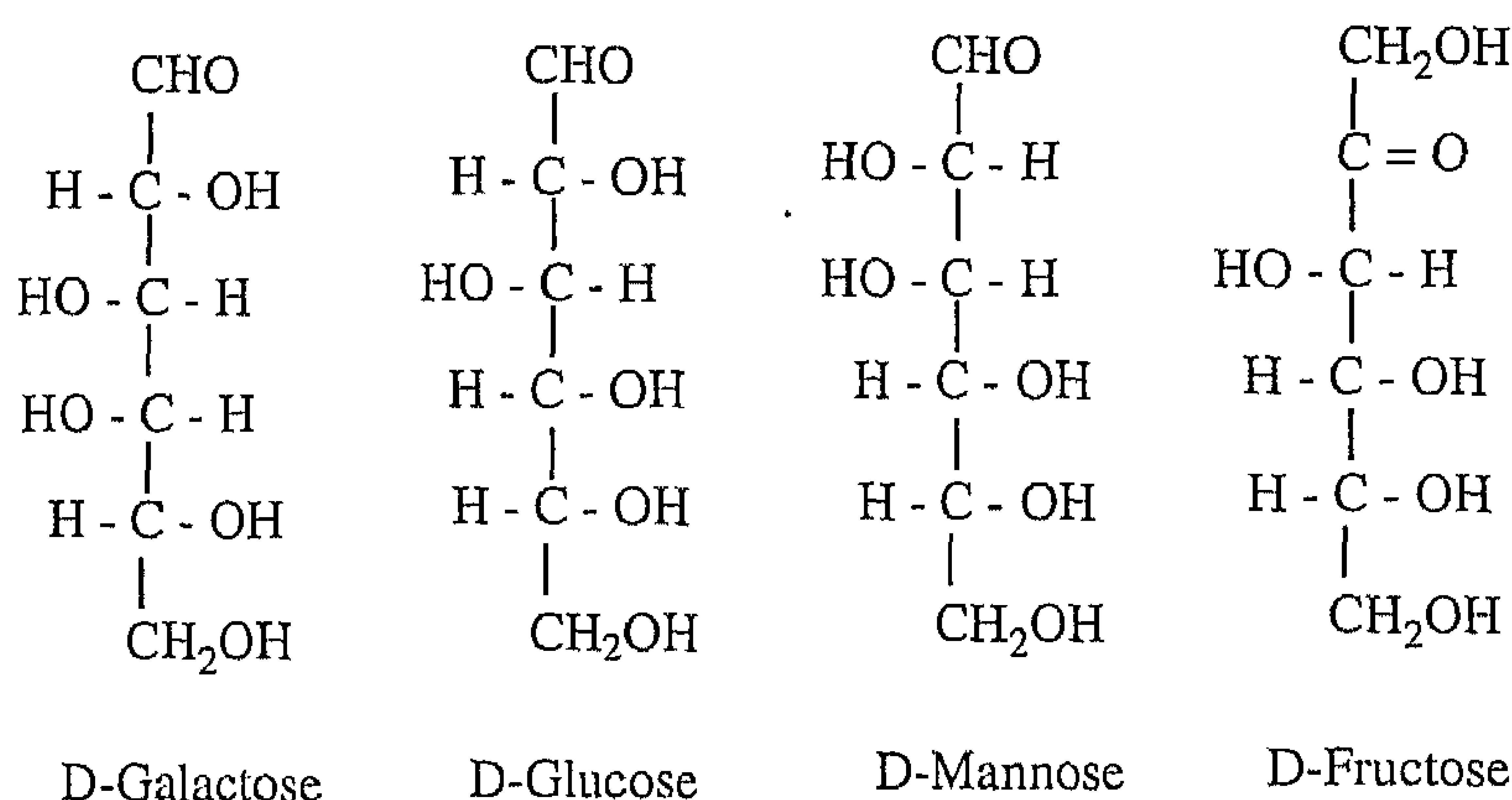
الكربوهيدرات : Carbohydrates

السكريات الأحادية ومشتقاتها : Monosachrides and Their Derivatives

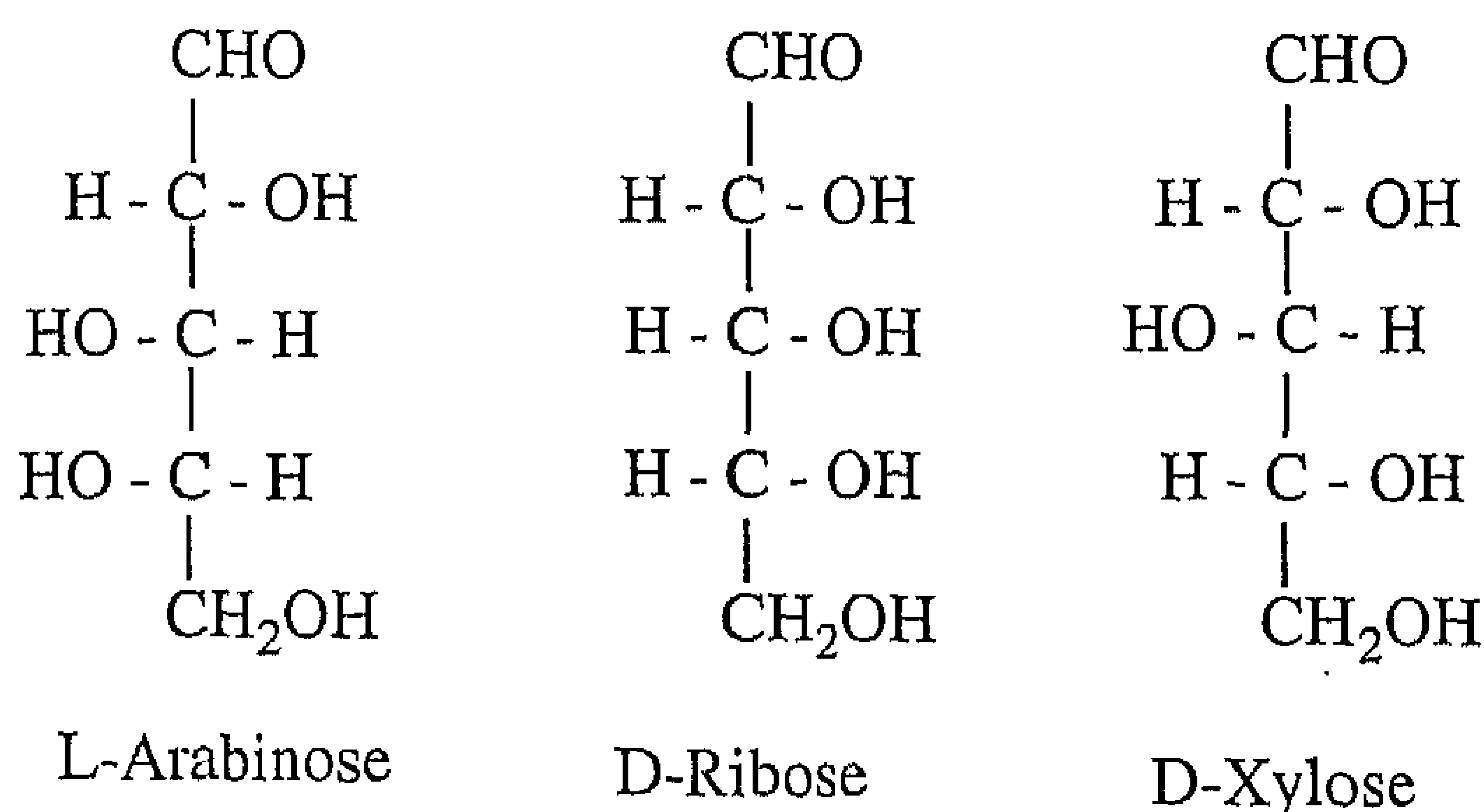
السكر الأحادى هو سكر بسيط قد يملك خمس ذرات كربون (البنتوزات) أو ست ذرات كربون (الهكسوزات) . وبكل جزئ سكر يوجد ألدهيد واحد (CHO -) ومجموعة كيتون (CO =) . وهذه المجاميع يمكن أن تختزل لتكون المشتق الكحولى للسكر أو تتأكسد لتعطى المشتق الحمضى للسكر . ،وتختلف السكريات فى التركيب البنائى للجزئ ؛ فتتكون السلاسل من الشكل اليمينى D واليسارى L والتى تختلف فى وضع مجموعة الهيدروكسيل قرب مجموعة الألدهيد وبعض الأشكال L ، D تحدث طبيعيا فقط .

والسكر الذى يلائم نمو معظم الفطريات هو الجلوكوز اليمينى D-glucose ، وهو سكر سداسى يحدث طبيعيا (شكل ٧) . وكثير من الفطريات يمكنها أن تعطى نموا جيدا على الفراكتوز اليمينى والمانوز اليمينى كما الجلوكوز اليمينى (إستثناءات هذه القاعدة العامة وجدت بين الكيتريديالات ، البلاستوكلاديالات ، والسابروليجنيالات) . ويستخدم الجالاكتوز اليمينى بواسطة الغالبية العظمى من الفطريات ، ولكن القليل منها ينمو جيدا على الجالاكتوز كما على الجلوكوز .

والفطريات التى لا تنمو فى البداية على فراكتوز يمينى – D ، أو جالاكتوز –D يمكنها أن تبدأ فى النمو بعد فترة من الزمن ويرجع ذلك إلى تكوين الإنزيم التكيفى . ورغم أن سكرا غير الجلوكوز قد يعطى نموا أكثر لفطر ما ، فإنه يبدو أن التركيب البنائى المشابه كثيرا لتركيب الجلوكوز ، تستخدمه أغلب الفطريات . وربما يرجع ذلك لأن قابلية الفطر لإستخدام سكرا خاصا يعتمد على مدى سهولة تحوله إلى مشتقات فوسفورية من الجلوكوز والتى تدخل فى مسارات التنفس .



شكل (٧) :الهكسوزات التى تحدث طبيعيا وتستخدم على نطاق واسع بالفطريات .



شكل (٨) : البنتوزات التى تحدث طبيعيا وتستخدم على نطاق واسع بالفطريات .

ومن البتنوزات التى تحدث طبيعيا ، زيلوز يمينى D - Xylose (شكل ٨) وهو يلائم نمو أعدادا كبيرة من الفطريات . ونمو فطر بعينه على زيلوز – D يمكن أن يساوى أو يكون أفضل من نمو أعداد كبيرة من الفطريات . ونمو فطر بعينه على زيلوز – D يمكن أن يساوى أو يكون أفضل من نموه على جلوكوز –D ، رغم أن بعض الفطريات لا تنمو مطلقا على زيلوز – D وقد يلائم الآرابينوز اليسارى - L Arabinose بقوة نمو بعض الفطريات ، ولكن كمية النمو تكون عادة أقل منها على جلوكوز – D أوزيلوز – D . والبنتوزات الأخرى يمكن إستهلاكها ببعض الفطريات ولكنها تعتبر مصدرا فقيرا للكربون .

والعديد من الكحولات السكرية ، مثل سوربيتول ، جليسيرول ، مانيتول ، تحدث في الطبيعة . هذه الكحولات السكرية يمكن أن تستهلك بواسطة الفطريات كمصدر كربونى ، ولكنها عادة تكون أقل ملائمة من السكريات البسيطة المكونة لها . ويستثنى من ذلك المانيتول ، المشتق من إختزال فراكتوز – D أو مانوز – D ، والذى قد يعطى نموا يكافئ ذلك المتحصل عليه من التنمية على الجلوكوز لبعض الفطريات . وعلى أى حال ، فكثير من الفطريات ذات النطاق الواسع من الطبقات التحتية سوف لا تنمو جيدا على المانيتول .

والأحماض المشتقة من السكريات البسيطة والجليكوسيدات قد تصلح كمصدر كربون لفطريات معينة ، ولكن النتائج عن ذلك نادرة فليس من الممكن التعميم حول امكانية استهلاك هذه المركبات بواسطة الفطريات .

السكريات الثنائية والسكريات العديدة :

Disaccharides and Polysaccharides

السكريات البسيطة أومشتقاتها يمكن أن تشترك لتكون سلاسل بوليميرات معقدة . وقد يشترك فى ذلك وحدات إما تشبه أولا تشبه وحدات السكر الأحادى (المونوميرات) . وتكرار وحدات نفس السكر تعطى طرازيين من البوليمرات والتى تختلف فقط فى تركيبها البنائى (ألفا أو بيتا) لرابطة الجليوكوسيد . وإذا كان البوليمر يتركب من وحدتين أحاديتين فقط ، فإنه يكون سكرا ثنائيا ؛ أما البوليميرات الأطوال فهى عديدات التسكر .

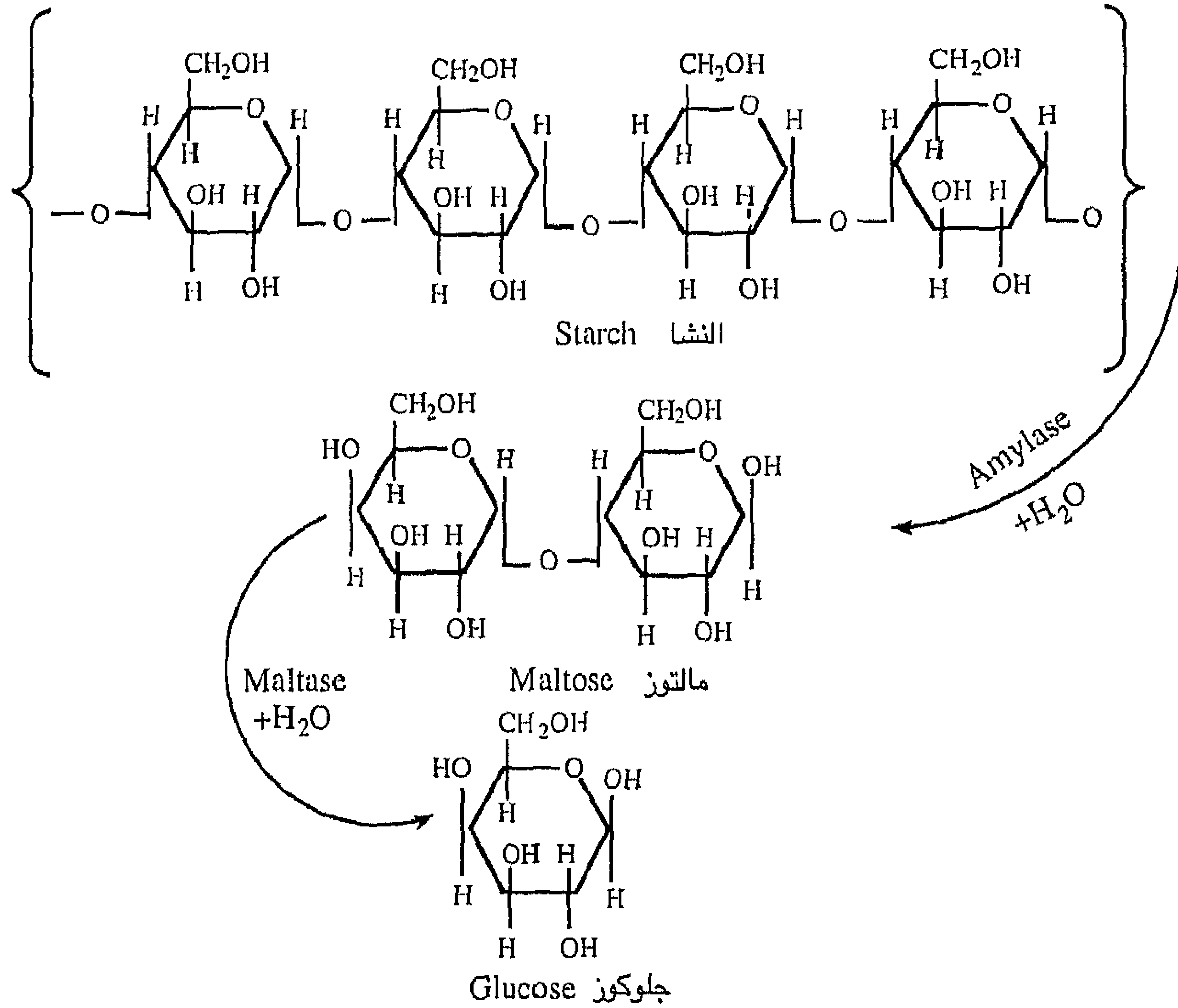
وكل من السكريات الثنائية والعديدة تعتبر مصادر كربون هامة فى الطبيعة . والسكريات العديدة ذات الوزن الجزيئى العالى تكون الكم الأكبر من الكربوهيدرات المنتجة بواسطة الحيوانات والنباتات . والسكريات الثنائية تنتج بكثرة كما أنها أيضا تتحرر من السكريات العديدة بعد تكسرها . ولأجل إستهلاك السكريات الثنائية أو العديدة ، يجب أن تفرز الفطريات إنزيمات هضم خارجية والتى ستقوم بتكسير الروابط الجليكوسيدية بين المونوميرات . وبعد تحرر السكريات أو مشتقاتها عن طريق الهضم ، يمكن للفطر عادة أن يمتص ويستهلك السكر البسيط بنفس الطريقة التى يستهلك بها السكر البسيط حر الحدوث . ويجب ملاحظة أن قابلية الفطر لاستهلاك هذه المركبات الكبيرة يتوقف على قابليتها (١) لهضمها ، (٢) لإمتصاص سكرياتها البسيطة المكونة لها . وعادة يعزى عدم قابلية إستهلاك المركبات المعقدة إلى الفشل فى تحليلها المائى وليس لعدم القابلية لإمتصاص السكريات البسيطة . والفطر القادر على تحليل المعقد المعطى يكون عادة قادرا لأن ينمو على أى من سكرياته المكونة إذا أعطيت

فى صورتها البسيطة (أى فطر يمكنه النمو على أحد بوليمرات الجلوكوز يمكن أن ينمو على الجلوكوز الحر) .

ومن أكثر السكريات الثنائية شائعة الحدوث هو المالتوز ، السيلوبيوز ، اللاكتوز ،والسكروز . والمالتوز هو أحد ناتجات التحليل المائى للنشا ويتكون من جزيئين جلوكوز يرتبطان بواسطة رابطة ألفا جليكوسيدية . والسيلوبيوز ، مثل المالتوز ، يتكون أيضا من جزيئين جلوكوز ولكنه يختلف في كونه يمتلك رابطة بيتا جليكوسيدية . والسيلوبيوز هو أحد ناتجات التحليل المائى للسليلوز . واللاكتوز ، هو أحد مركبات اللبن ، ويتكون من الجلوكوز وجزئ من الجالاكتوز . والسكروز ، الذى يتكون فى النباتات ، يحتوى جزيئا من الجلوكوز وجزيئامن الفراكتوز ، هذه السكريات الثنائية تهضم إلى مكوناتها الجزيئية بانزيمات المالتيز ، السيلوبييز ، اللاكتيز ، والسكريز على التوالى . والمالتوز والسيلوبيوز قابلة للإستهلاك كثيرا بالفطريات ؛ والأقل من الفطريات تستخدم السكروز ، وحتى الأقل من ذلك تستخدم اللاكتوز .

وتعتبر السكريات العديدة متاحة جدا فى الطبيعة وتتضمن البنتوزانات (معقدات من البنتوز) ؛ الجليكوجين ، النشا ، والسليلوز (وكل هذه المعقدات من الجلوكوز –D ولكنها تختلف فى درجة تفرعها أو فى شكل الرابطة الجليكوسيدية) ؛ البكتين (وهو معقد من حمض الجالاكتورنيك –D وهو حمض مشتق من جالاكتوز – D) ؛ والهيميسليلوزات ، اللجنينات ، والصموغ (وجميعها مركبات معقدة غير مفهومة جيدا) . كل هذه السكريات العديدة تستهلك بواسطة بعض الفطريات على الأقل . والنشا والسليلوز يستهلكان باتساع كمصادر كربون بواسطة الفطريات . وتحطيم النشا ، (وهو ناتج تخزينى فى النبات) يشاهد فى

الرسم التخطيطى (شكل ٩) . أما هضم السليلوز ، الهيميسليلوز ، واللجنينات ودور ذلك فى الطبيعة فيناقش بصورة كاملة فى الفصل الخامس .



شكل (٩) : هضم النشا .

الأحماض العضوية : Organic Acids : يحتوى الحمض العضوى على واحد أو أكثر من مجاميع الكربوكسيل . وتتضمن الأحماض العضوية تلك أحادية المجموعة الكربوكسيلية (الأحماض الدهنية التى تكون دهنا عند استرتها بالجليسرول) ، الأحماض ثنائية المجموعة الكربوكسيلية (الأحماض رباعية الكربون فى دورة حمض الستريك) ، وكلا من الأحماض الأمينية أحادية وثنائية

المجموعة الكربوكسيلية والتى يمكن أن تتحد لتكون البروتين . ويمكن أن تشتق كل من الأحماض الدهنية والأحماض الأمينية من الجزيئات الأكبر بالهضم . وتنتج غالبية الفطريات تقريبا إنزيم الليبيز ، الذى يحلل الدهون لاطلاق الأحماض الدهنية . وبنفس الطريقة ، يمكن أن يتم تحلل للببتونات لتنطلق أحماضها الأمينية المكونة لها .

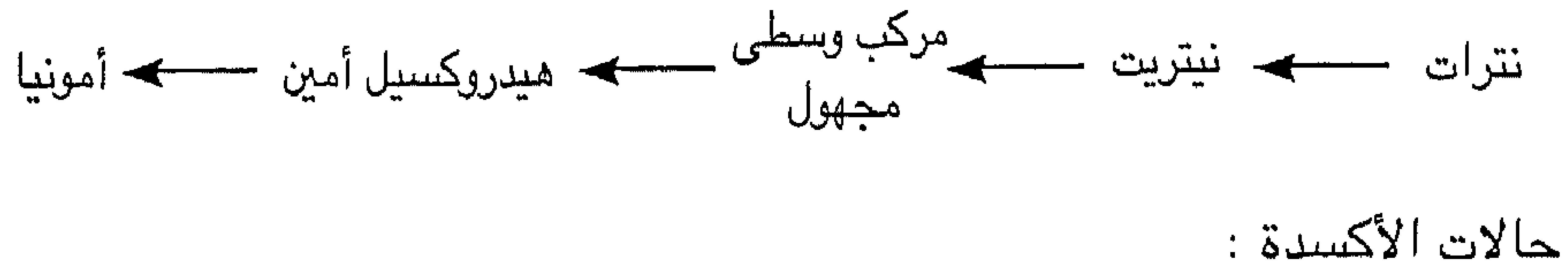
والأحماض العضوية يمكن أن تخدم كمصدر فردى للكربون لبعض الفطريات ، ولكن الفطريات عموما تنمو نموا ضعيفا أولا تنمو مطلقا عليها . وعلى الجانب الآخر من عدم المقدرة الكامنة لمعظم الخلايا لتمثيل الأحماض العضوية ، فإن عدم القابلية العامة لهذه الأحماض قد تكون جزئيا نتيجة لعدم نفاذية الخلايا لها ولاستمالتها للتداخل مع النمو بزيادة تركيز أيون الهيدروجين فى وسط المزرعة إذا إستخدمت فى الصورة الغذائية(Cochrane, 1958) .

النيتروجين Nitrogen : يعتبر النيتروجين مطلوبا لجميع الكائنات لتخليق الأحماض الأمينية ثم البروتينات منها ، والمطلوبة لبناء البروتوبلازم . وبدون البروتين ، لايمكن أن يحدث النمو . والنيتروجين أيضا هو أحد مركبات الأحماض النووية و بعض الڤيتامينات .

والفطريات يمكنها إستخدام النيتروجين غير العضوى فى صورة نترات ، نيتريت ، أو أمونيا أو النيتروجين العضوى فى صورة أحماض أمينية . ومما يدعو للتساؤل ، هل يحدث تثبيتت للنيتروجين الجوى فى الفطريات ، كما هو معروف جيدا بين البكتريا ؟ . لا تستخدم جميع الفطريات مصادر النيتروجين بسهولة متساوية ، وقد يكون لفطر حاجة لنيتروجين فى شكل معين .

النترات Nitrates : تستهلك فطريات عديدة النترات كشكل للنيتروجين ، ولكن عدم قدرة إستخدام النترات شائع بين البلاستوكلادياﻻت ، السابروليجنياﻻت ، الخمائر ، والفطريات البازيدية الراقية . ويمكن أن يضاف أيون النترات إلى البيئة فى صورة نترات أمونيوم ، نترات بوتاسيوم ، نترات صوديوم ، أو نترات كالسيوم (Cochrane, 1958) .

وأيون النترات ، الذى يمتص عن طريق النقل الإيجابى ، يجب أن يختزل إلى مستوى أكسدة الأمونيا (NH_3) قبل إمكانية تمثيل النيتروجين فى مركبات عضوية . وعموما ، يمكن تلخيص خطوات الإختزال كالتالى :



حالات الأكسدة :

+ ٥   + ٣   + ١   − ١   − ٣

وتشمل أول خطوة من مراحل الإختزال إختزال أيون النترات (NO_3^-) إلى أيون النتريت (NO_2^-) : ويتم ذلك بيئيا بواسطة إنزيم إختزال النترات . وإنزيم إختزال النترات المتحصل عليه من فطر *Neurospora* قد درس بتكثيف (Garrett and Amy, 1969) . وهو انزيم معقد يحتوى بنسب بسيطة على الهيم (سيتوكروم b_{557}) ، مجموعة (مجموعات) سلفهيدريل ، FAD (فلافين أدينين ثنائى النيوكليتيد) ، والموليبدنوم (Garrett and Nason, 1969) . وعندما يحدث إختزال النترات ، يشارك إنزيم موبيتيز فى الإنتقال التتابعى للإلكترونات . ويبدأ التتابع عندما يخدم NADPH (نيكوتين أميد أدينين فوسفات ثنائى النيوكليتيدة المختزل) كمعطى للإلكترونات ، تقوم الـ FAD ، الهيم (سيتوكروم b_{557}) ، والموليبدنوم فى

الإنزيم بوظيفة حوامل متتابعة ، وفى النهاية ، يستقبل أيون النترات الكترونات ويختزل إلى نيتريت . وتكون خطوات العملية بمصاحبة وثيقة للسيتوكروم C ، الذى يجب أن يستقبل جزءاً من الإليكترونات . ويمكن تلخيص إنسياب الإليكترونات فى *Neurospora* كالتالى (Garrett : and Nason, 1969) .

NAPDH ← FAD ← سيتوكروم b_{557} ← موليبدنوم ← ن أ٣⁻

FAD ← سيتوكروم *C*

والجزء الأخيرمن التخطيط العلوى يبلغ أقصى مداه بإختزال النترات كالآتى :

مو٥+ + e2 ← مو٦+

ن أ٣⁻ ← ن أ٢⁻ + يد٢ أ

وتتابع إختزال أيون النيتريت (ن أ٢-) إلى الأمونيا لم يفهم جيدا ، ولم يعرف ما إذا كانت المركبات الوسطية جميعها غير عضوية أو عضوية جزئيا . وإذا إفترض أن المسار غير عضوى كلية ، وأنه يحدث تغير اليكترونين فى كل خطوة ، يكون من الممكن إقراح التالى (Nason , 1962 , Nason and : Takahashi, 1958) :

ن أ٢⁻ ← (أنزيم اختزال النيتريت) ← ؟ (يد ن أ) مجموعة نيتروكسيل أو ؟ ن أ٢ ن يد٢ نيتر أميد أو ؟ يد٢ ن٢ أ٢ حمض هيبونيتروز ← ن يد٢ أ يد هيدروكسيل أمين ← (أنزيم إختزال هيدروكسيل أمين) ← ن يد٣

وحقيقة حالة الأكسدة الوسيطة + ١ غير معروفة ، وهى قد تكون إما مركبا

غير عضوى أو عضوى . وإنزيم إختزال النيتريت ، الذى يختزل النيتريت ، وأنزيم اختزال الهيدروكسيل أمين ، الذى يختزل أمين الهيدروكسيل ، قد اكتشفا فى مستخلصات فطر *Neurospora* . وكلاهما انزيم نيوكليوتيدة البيريدين مرتبطا مع معدن غير معروف . ومثل إنزيم إختزال النترات ، يملك إنزيم اختزال النيتريت مشاركات داخلية (Garrett and Amy, 1978) .

وبصفة عامة ، أى فطر يستطيع اختزال وتمثيل أيون النترات يمكنه أن يستهلك أى شكل من النيتروجين ذو مستوى أكسدة يكافئ لذلك الموجود فى الأمونيا (مثل أيون الأمونيوم أو النيتروجين العضوى) . وعلى أى حال ، توجد بعض الفطريات التى تستبعد استهلاك النترات .

النيتريتات : Nitrites : يمكن أن تخدم النيتريتات كمصدر فردى للنيتروجين لبعض الفطريات ، وبعض الفطريات النتراتية يمكنها استهلاك النيتريت . وعادة تكون النيتريتات سامة لمعظم أنواع الفطريات ، خاصة إذا تجمعت فى البيئة ولايمكن أن تستغل لإمداد الإحتياجات من النيتروجين . ولهذا السبب ، لاتستخدم النيتريتات فى تحضير البيئات المعملية الروتينية .

الأمونيوم Ammonium : فطريات عديدة تكون غير قادرة على إستهلاك النيتريتات كمصدر للنيتروجين ولكنها تحتاج إلى شكل أكثر إختزالا من النيتروجين ، وذلك لإنها من المحتمل لا تستطيع إختزال أيون النترات . وهذه الفطريات تستخدم النيتروجين فى صورة أيون الأمونيوم أو فى صورة النيتروجين العضوى ، الذى له نفس مستوى الأكسدة كأيون الأمونيوم . ويمكن أن يضاف أيون الأمونيوم كملح أمونيوم . وتتكافأ أيونات الأمونيوم لمختلف الأملاح

فسيولوجيا ، ولكن الأيونات ليست متكافئة . ولا تسبب أيونات الأمونيوم فى الأملاح العضوية هبوطا فى تركيز أيون الهيدروجين فى البيئة بسبب القدرة التنظيمية للأيون العضوى . وإذا أضيفت نترات الأمونيوم إلى البيئة ، فإن تفضيل إستهلاك أيون الأمونيوم يسبب نقصا فى تركيز أيون الهيدروجين بالبيئة ، ربما إلى النقطة التى تحدد النمو . وعند إضافة نترات الأمونيوم إلى البيئة ، فإن تفضيل إستهلاك أيون الأمونيوم يكون القاعدة ، رغم وجود أيون النترات . وغالبا لن يستهلك أيون النترات حتى ينتهى إستهلاك أيون الأمونيوم . وهذا الإستهلاك التفضيلى هو من المحتمل نتيجة إنخفاض التغذية الرجعية ، حيث أن المنتج النهائى يخفض نشاط الإنزيم (الإنزيمات) المنتجة لها . فالأمونيا سوف تخفض نشاط إنزيم إختزال النترات ، وبهذه الطريقة تقلل تحول النترات إلى نتريت . ومن المحتمل أن الإستهلاك التفضيلى للأمونيا عن النترات له بعض الفوائد البيئية لفطريات التربة . ففى التربة ، يوجد كلا النترات والأمونيا سويا عادة ، ولكنها تحتاج فقد طاقة أقل بواسطة الفطر لإستخدام الصورة المختزلة من النيتروجين .

النيتروجين العضوى Organic Nitrogen : تستهلك جميع الفطريات النيتروجين المعطى لها فى الصورة العضوية ، بالرغم من أن عددا بسيطا نسبيا فقط هو الذى يجب أن يحصل على النيتروجين فى هذه الصورة . وتتضمن الفطريات التى تحتاج إلى الأحماض الأمينية بعض من الفطريات البيضية ، (*Leptomitus lacteuc, Apodachlya brachiynema*) ، وأنواع من *Blastocladia* . والفطريات كمجموعة تحلل بنشاط البروتينات فى الطبيعة إلى أحماضها الأمينية المكونة ، والتى يمكن أن تمثل غذائيا . وفى المزرعة ، يجب أن

يمد النيتروجين العضوى فى صورة حمض أمينى ، ببتيدات ، أو ببتونات ، والشكلين الأخيرين ينتجان أحماضا أمينية خلال التحلل المائى . ويختلف نوع الفطر كثيرا من هذه الناحية كإستجابة لمختلف الأحماض الأمينية ويستخدم بعضها بسهولة كبيرة عن الأخرى . ورغم أن إستجابة الأنواع المختلفة لأى حمض أمينى فردى تختلف بإتساع ، فإن الأسباراجين فى معظم الأحيان يعطى نموا جيدا . وهذا النمو الجيد يحصل عليه عموما مع الجليسين ، حمض الجلوتاميك ، وحمض الأسبارتيك أيضا . وذلك الحمض الأمينى الذى غالبا ما يعطى نموا ضعيفا هو الليوسين . ويكون النمو عادة أفضل مع خليط من الأحماض الأمينية عنه مع حمض واحد .

الكبريت Sulfur : تحتاج الفطريات إلى الكبريت ، الذى يضاف عادة إلى البيئة فى صورة أيون الكبريتات كب أ$_{٤}^{-٢}$ (عادة فى صورة كبريتات مغنسيوم) . تختزل الفطريات أيون الكبريتات بميكانيكية غير معروفة وتحتاج عملية الأيض مركبات كبريتية من الكبريت المختزل . والمركبات الكبريتية الموجودة فى الفطريات تشمل الأحماض الأمينية (سستين ، سستايين ، ومثيونين) ، جلوتاثيون ثلاثى الببتيد ، الفيتامينات (ثيامين و بيوتين) ، المضادات الحيوية (بنسلين وجليوتوكسين) ، ومركبات أخرى مشابهة .

وبعض الفطريات لا تكون قادرة على إختزال أيون الكبريتات وتحتاج إلي كبريت مختزل وتشمل هذه الفطريات أفراداً عديدة من السابر ولجنيالات ، جميع أفراد البلاستوكلاديالات ، وبعض الطفرات المستحثة من الفطريات الراقية . وبعض الفطريات لها القدرة على إستهلاك الكبريت العضوى رغم أنها لا تحتاج إليه . والكبريت المختزل يمكن أن يضاف فى صورة سستاين ، سستين ،

جلوتاثيون ، ومثيونين ، رغم أن الفطر قد يستهلك أحدها بشكل أفضل من الأخرى .

الفوسفور ، البوتاسيوم ، المغنسيوم phosphorus, potassium, magnesium :

إن حوالى ٠٠١ر٠ إلى ٠٠٤ر٠ تركيز مولى من الفوسفور ، البوتاسيوم ، والمغنسيوم تعتبر كافية لتدعيم النمو الطبيعى للفطر . وتستخدم الصورة الغير عضوية . ويرتبط التحول الغذائى للفوسفور بالتنفس وأيض الكربوهيدرات ، والتركيز العالى للفوسفور فى البيئة يزيد من إستهلاك الكربوهيدرات . ويدخل المغنسيوم فى تنشيط النظم الإنزيمية ، خاصة تلك المستخدمة فى التنفس الهوائى واللاهوائى . ورغم أن الفطريات لاتنمو فى غياب البوتاسيوم ، فإن دوره فى الخلية ليس معروفا .

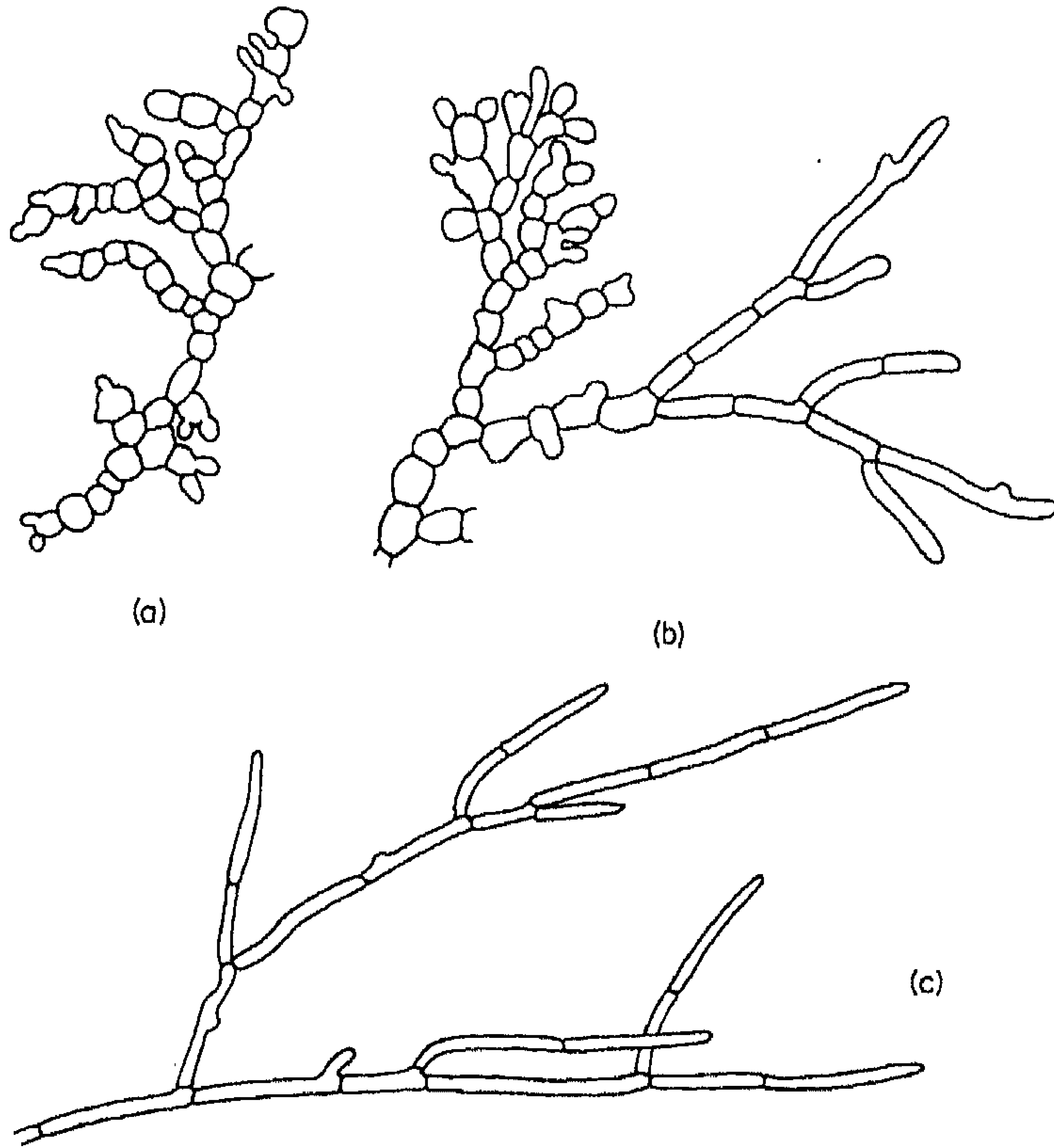
العناصر الصغرى الضرورية : Essential Microelements

العناصر المعدنية التى تحتاج الفطريات إلى أثار منها هى الحديد ، الزنك ، النحاس ، المنجنيز ، الموليبدنوم ، وإما الكالسيوم أو السترونشيوم . وقد تحتاج بعض الفطريات لأحد العناصر الصغرى ولا تشاركها الفطريات الأخرى فى ذلك . فيحتاج الفطر *Aspergillus niger* – على سبيل المثال – إلى الجاليوم (Steinbery, 1938) ، سكانديوم (إذا إستخدم الجليسرول كمصدر كربونى) (Steinbery, 1939) بينما تحتاج الفطريات الأخرى للكوبالت . والبورون ، أحد العناصر الصغرى الضرورية للنباتات الخضراء، يحتاج إليه بكميات متناهية فى الصغر للفطريات .

وتحتاج الفطريات إلى العناصر الصغرى عادة بتركيزات تتراوح بين ٠٠٠١ر٠ ، ٥ر٠ جزء فى المليون (ppm) . فيحتاج إلى الموليبدنوم بكميات ضئيلة

جدا لدرجة صعوبة بقدير الكمية الفعلية المطلوبة ، ويتراوح هذا التقدير بين ١ر٠ ، ١٠ جزء في البليون (ppb) . وإذا إستخدمت العناصر الصغرى بكميات زائدة كثيرا عن المطلوب فإنها تكون سامة عموما . وعند تحضير البيئة ، فإن هذه العناصر الصغرى لا تضاف مباشرة عادة ، حيث تسمح فرصة عدم نقاء الأوانى الزجاجية ، الماء المقطر ، أو المواد الكيميائية المستخدمة بإضافة الكميات اللازمة منها . وحتى يمكن أن يقدم البعض منها على جزيئات الغبار التى تسقط على البيئة أثناء التحضير . وجميع العناصر الصغرى الضرورية ، بالإضافة إلى ١٥ عنصرا أخرى أصغر ، توجد فى مستخلص الخميرة ، المستخدم عادة فى البيئات (Grant and Pramer, 1962) .

وتلعب العناصر الصغرى أدوارا مختلفة فى الخلية ولكنها أساسا ترافق الإنزيمات . فيمكن تنشيط أحد الإنزيمات بعنصر صغير أو يحتوى الإنزيم عليه كجزء من تركيبه . فالموليبدنوم ، على سبيل المثال ، يشارك كحامل إليكترونى فى الإختزال الإنزيمى للنترات فى بعض الفطريات . والعناصر الصغرى قد تكون كذلك من المركبات التكوينية للفيتامينات وناتجات الأيض الأخرى ، ولهذا السبب يحتاج إليها لتخليق هذه المواد . والحديد ، على سبيل المثال ، يوجد داخل إنزيم الكاتاليز ، السيتوكرومات المشاركة فى نقل الإلكترونات ، وفى نواتج الأيض الأخرى ، متضمنة عوامل النمو والصبغات . والعناصر الصغرى مطلوبة للنمو العادى والتجرثم ، ويؤدى نقصها إلى تأثيرات مختلفة على الفطر (شكل ١٠) . وتأثير نقص عنصر صغير خاص يقدر لحد بعيد بوظيفة هذا العنصر ؛ فمثلا ، نقص الزنك أو المنجنيز ، اللذان ينشطان طبيعيا إنزيمات دورة حمض الستريك ، يضعف التفاعل الطبيعى لهذه الدورة . ونقص المنجنيز كذلك يمكن أن يقلل من معدل التجرثم بصفة عامة ، بينما ينتج عن نقص النحاس قلة تلوين جراثيم بعض الفطريات (Cochrane, 1958) .



شـكـل (١٠) : (a) ، (b) نقص حـاد فى المنجنيـز فى الفطر الأسكى القـارورى *Chaetomium globosum* . تظهر الأعراض فى صورة نقص استطالة الهيفـات ، زيادة التفـرع ، وتكوين خـلايا كروية . (c) هيفا طبيعية نامية فى بيئة تحتوى على ٥ر٠ جزء فى المليون منجنيز . الجميع X 750 .

وتمتص الفطريات أيضا عناصر معدنية لا يعرف أنها ضرورية . وهذه تتضمن الزئبق ، النيكل ، الرصاص ، ويحتمل غيرها . والتركيزات العالية لأى من هذه العناصر تكون سامة ، وكما ذكر سلفا ، فإن الكميات الزائدة من العناصر الصغرى الضرورية يكون ساما أيضا . فالزئبق والنحاس (من العناصر الصغرى الضرورية) يستخدمان على نطاق واسع كمركبات رئيسية فى المبيدات الفطرية . وفى التركيزات السامة ، يرتبط معظم النحاس بالغشاء البلازمى وتتداخل مع

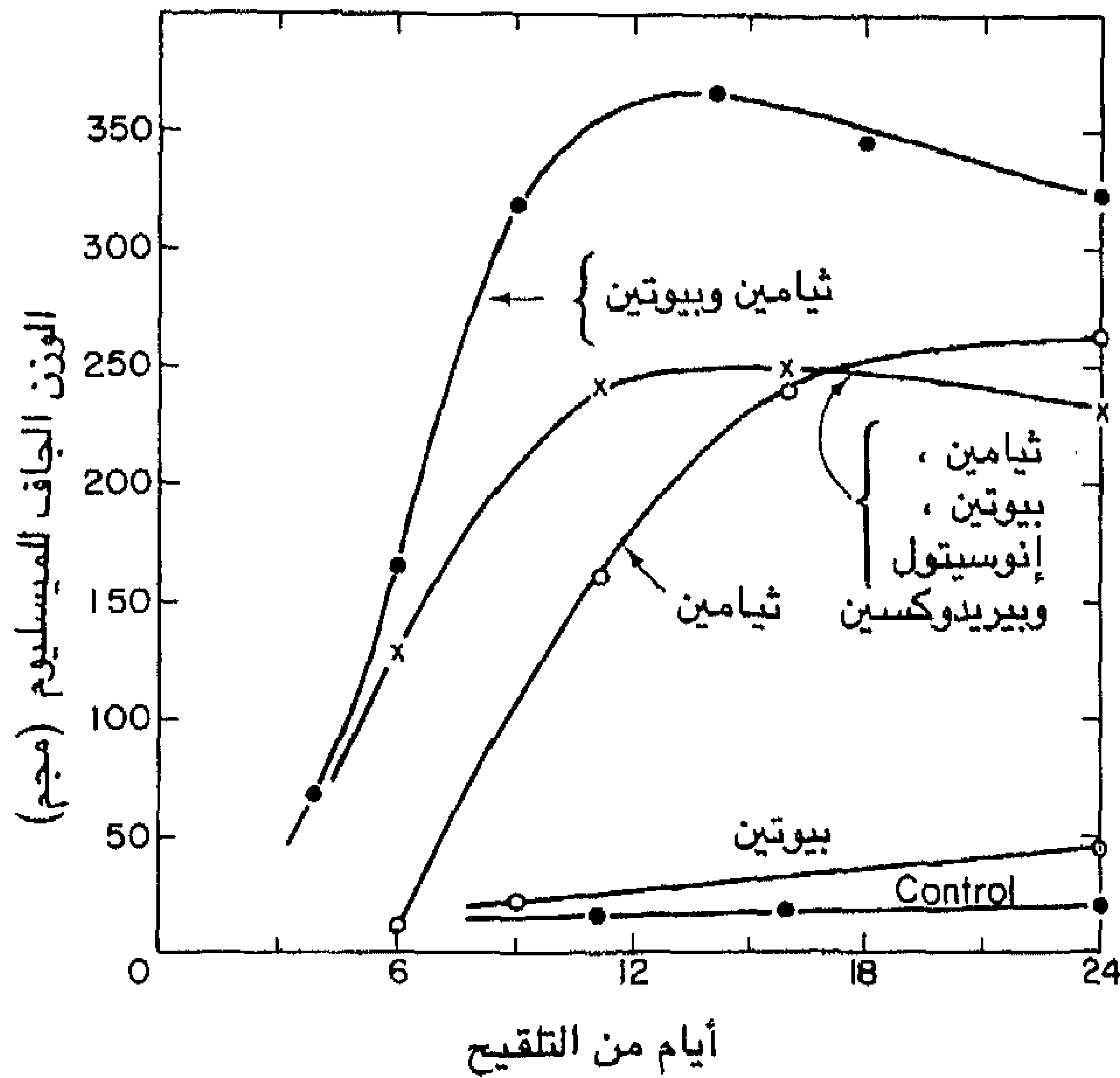
إنتقال المواد الأخرى إلى داخل الخلية . والنحاس الذى تمكن من الدخول إلى الخلية قد يسبب طفرات وراثية (Ross, 1975) .

الفيتامينات : Vitamins

الفيتامينات مركبات عضوية تقوم بوظيفة مرافقات إنزيمية أو كجزء تركيبى من مرافقات الإنزيمات التى ترتبط بتفاعلات خاصة . وهى فعالة بكميات ضئيلة جدا ولا تستخدم فى تصنيع أجزاء تركيبية من الخلية . وتحتاج جميع الكائنات لبعض الفيتامينات على الأقل ، ولكن الكفاءة التخليقية تتباين . والنباتات الخضراءتصنع فيتاميناتها بنفسها ، ولكن الحيوانات يجب أن تحصل على فيتاميناتها من مصدر خارجى .

بعض الفطريات ، إذا مدت بسكر ، مصدر نيتروجينى ، ومعادن ، يمكنها تخليق جميع الفيتامينات التى تحتاجها . إنها حتى تخلق الفيتامينات بكمية كبيرة لدرجة أنها تفرزها فى البيئة . وفطريات أخرى تظهر نقصا جزئيا فى فيتامين خارجى (شكل ١١) . وفطريات ثالثة تظهر نقصا كاملا للفيتامينات وتعتمد كلية على الإمداد الخارجى منه . وقد تعانى الفطريات من نقص فيتامين فردى ، أو تعانى من نقص العديد منها وبالتالى فهى تحتاج للإمداد من الفيتامين . وقد يكون نقص الفيتامين مطلقا وغير متغير ، أو يكون نقصا وقتيا حيث يختفى عندما يكبر الميسليوم أو عندما تتغير الظروف الخارجية . ونقص الفيتامينات الذى يمكن التحكم فيه بعوامل خارجية هو نقص جزئى ؛ أما النقص الكلى فحقيقة غير قابل للتغير . والإحتياج الجزئى يصبح أكثر إلحاحا عند الوصول لحدود درجات الحرارة العليا التى تسمح بالنمو وأحيانا عندما يتغير تركيب البيئة . وكمثال

للحالة الأخيرة ، يصبح الفطر *Pythium butleri* محتاجا للثيامين عندما يتعدى تركيز الملح حدا معينا (Rpbbins and Kavanagh, 1938) والفطر *Pellicularia koleroga* يحتاج لكل من الثيامين والبيوتين عند تنميته على السكروز ؛ أما عند تنميته على الجلوكوز ، فإنه يحتاج إلى الثيامين فقط (Mathew, 1952) .

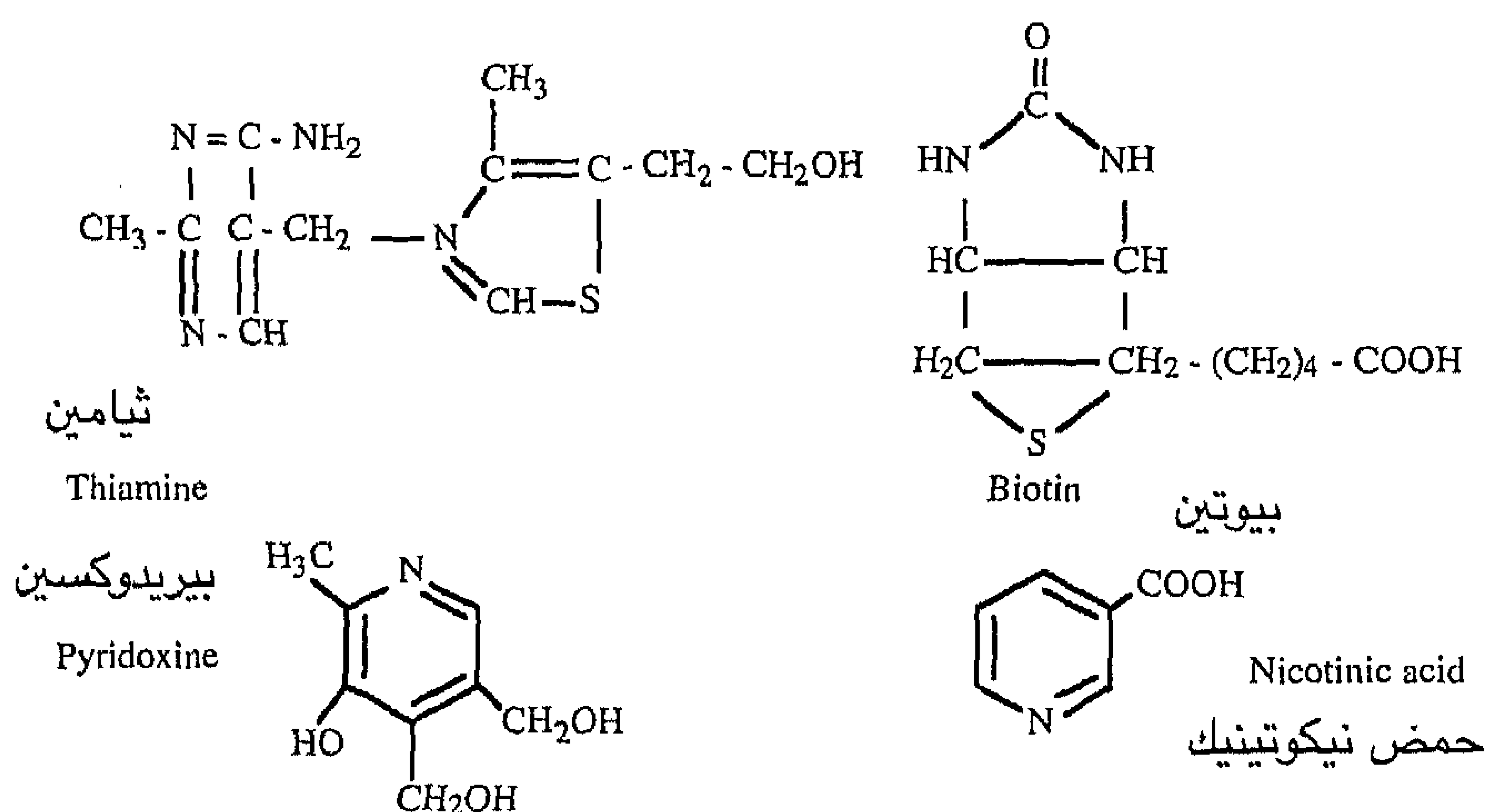


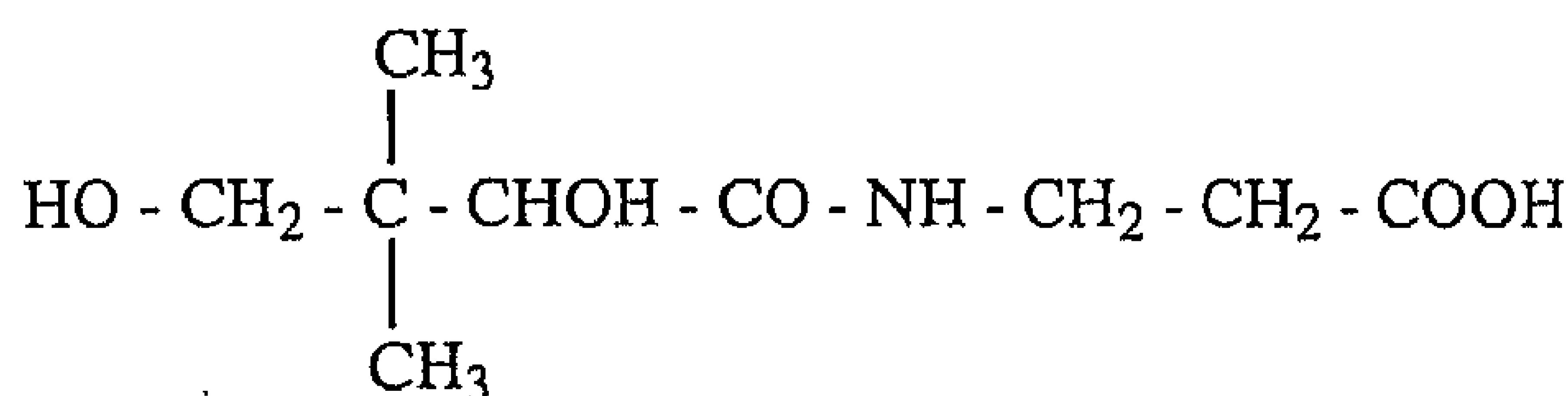
شكل (١١) : نمو الفطر *Lambertella pruni* فى ٢٥ ملليلتر من بيئة هيدروليسات كازين الجلوكوز السائلة المحتوية على مختلف الفيتامينات . النقص الجزئى لكل من الثيامين والبيوتين واضح ، وهو أكثر للثيامين . لاحظ أن إضافة الأنوسيتول والبيريدوكسين لبيئة تحتوى الثيامين والبيوتين قلل النمو .

ومن الواضح أن الفطريات لا تحتاج إلى ڤيتامينات أ A ، د D ، هـ E (التى تحتاج إليها الحيوانات) ولم يسجل تخليق هذه الڤيتامينات بواسطة الفطريات . بينما تخلق الفطريات وتحتاج إلى ڤيتامينات ب B الذائبة فى الماء وڤيتامينات H .

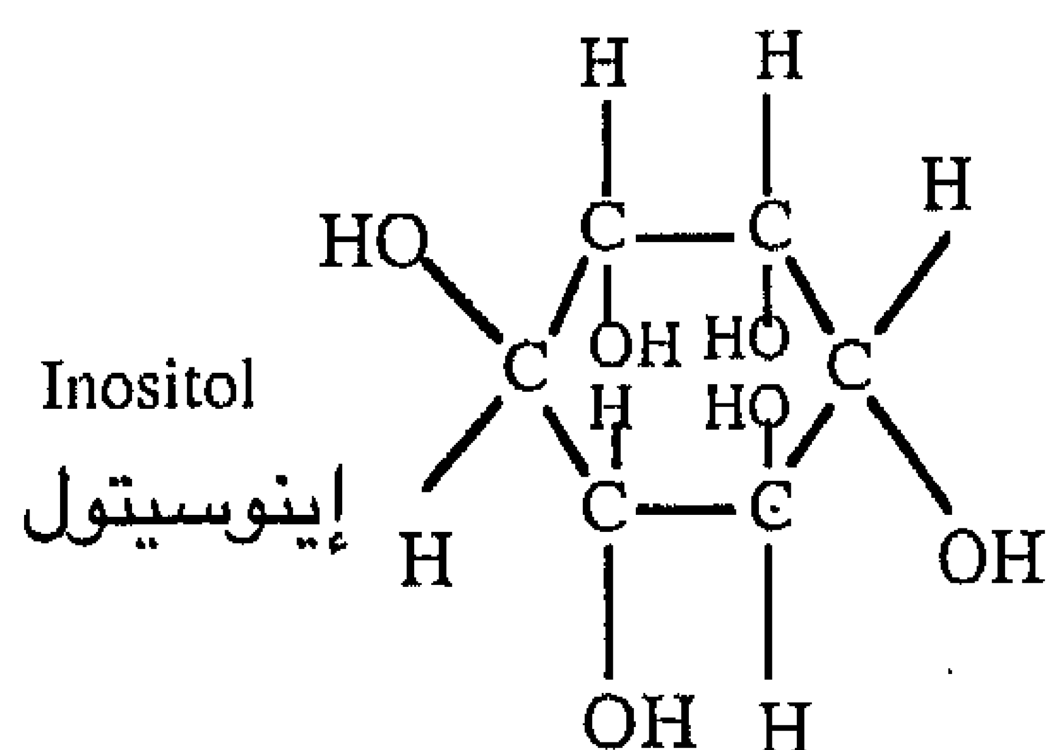
وعادة تستجيب الفطريات - بالزيادة في نموها - لإضافات المواد الطبيعية مثل عصير الطماطم أو جوز الهند ومستخلصات الروث أو الخشب ، مستخلصات النبات العائل ، أو الرماد وفى حالات عديدة ، لايمكن الحصول على نمو مكافئ عند إضافة ڤيتامينات أو معادن نقية متخصصة ، وتعزى الزيادة فى النمو إلى «عوامل نمو» غير معروفة توجد فى المواد الطبيعية . هذه المواد التى تعطى زيادة فى النمو يمكن أن يثبت فى النهاية أنها ڤيتامينات ، مواد خاصة ، أحماض أمينية ، أو مواد غذائية أخرى . وفى حالات كثيرة يثبت أن عوامل النمو هى مواد كيميائية لا تخدم عادة كمواد غذائية ؛ فعلى سبيل المثال ، الكولين ، الهيمين ، أو الستيرولات تخدم كعوامل نمو لبعض الفطريات والعديد من عوامل النمو لم يتم تعريفها بعد .

والڤيتامينات التى تصنع بالفطريات هى الثيامين (ڤيتامين ب١ - B_1) ، البيوتين (ڤيتامين H) ، البيريكسودين (ڤيتامين ب ٦ - B_6) ، حمض النيكوتينيك ، حمض البانتوثينيك ، الريبوڤلافين (ڤيتامين ب ٢ - B_2) ، الاينوسيتول ، وحمض بتيا أمينوبنزويك (شكل ١٢) .

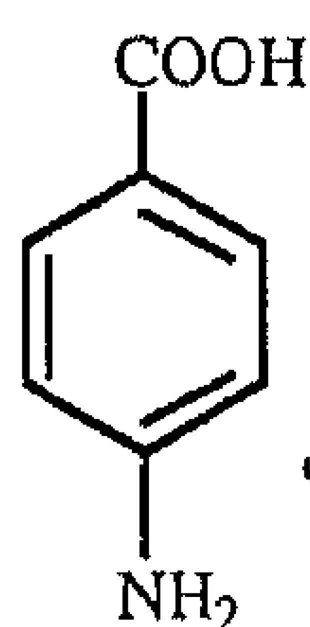




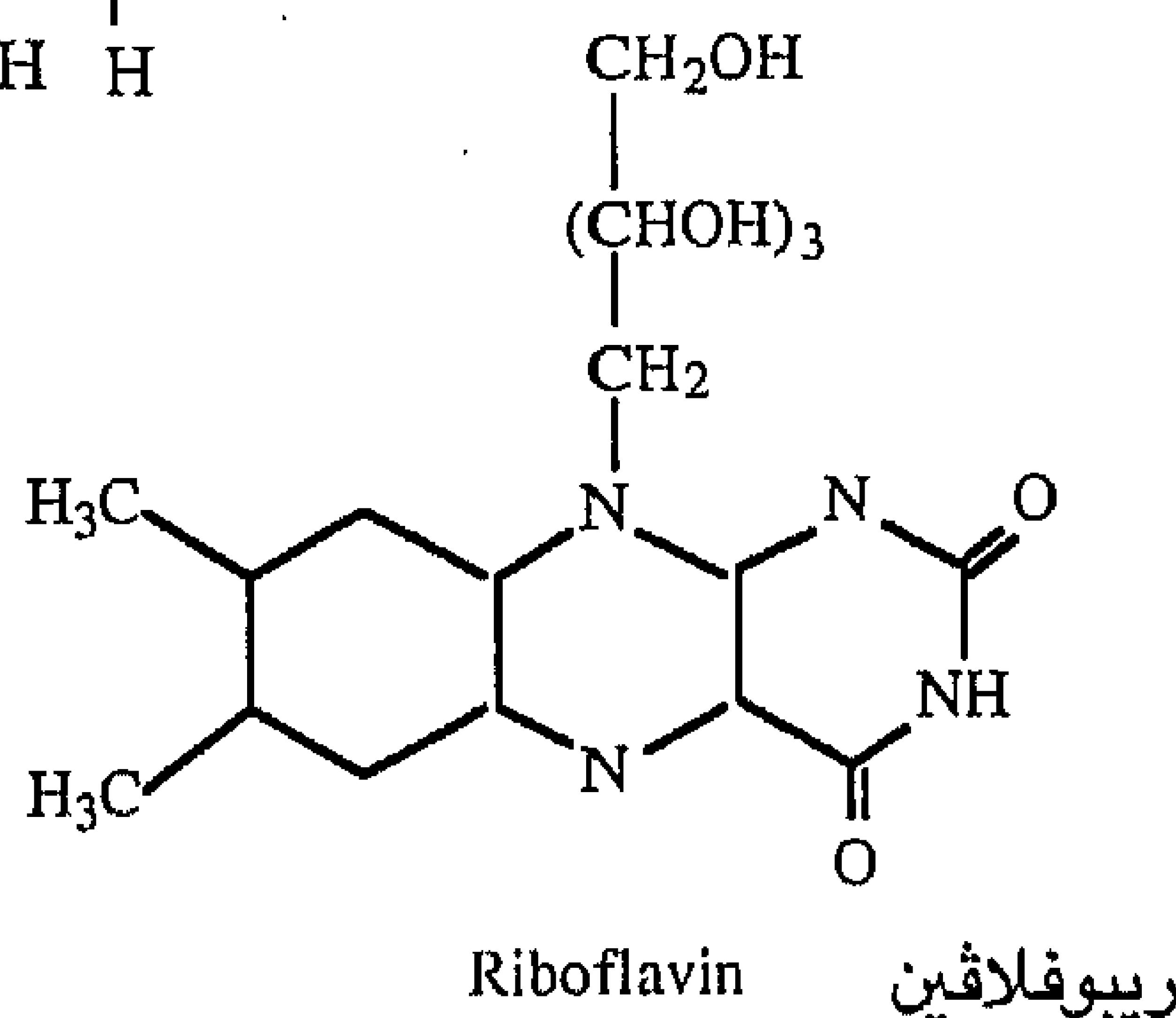
Pantothenic acid حمض بانتوثينيك



Inositol
إينوسيتول



Para-aminobenzoic acid
حمض باراأمينوبنزويك

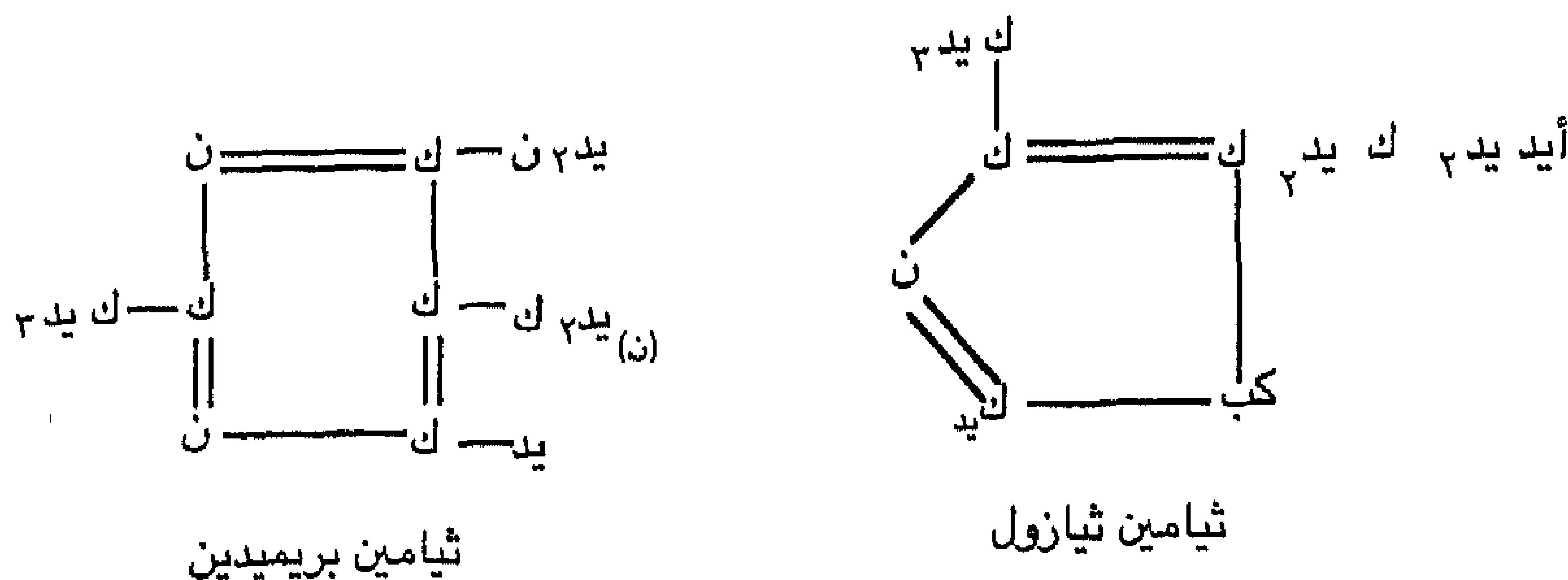


Riboflavin ريبوفلاڤين

شكل (١٢) : الرموز البنائية لبعض الفيتامينات الهامة للفطريات .

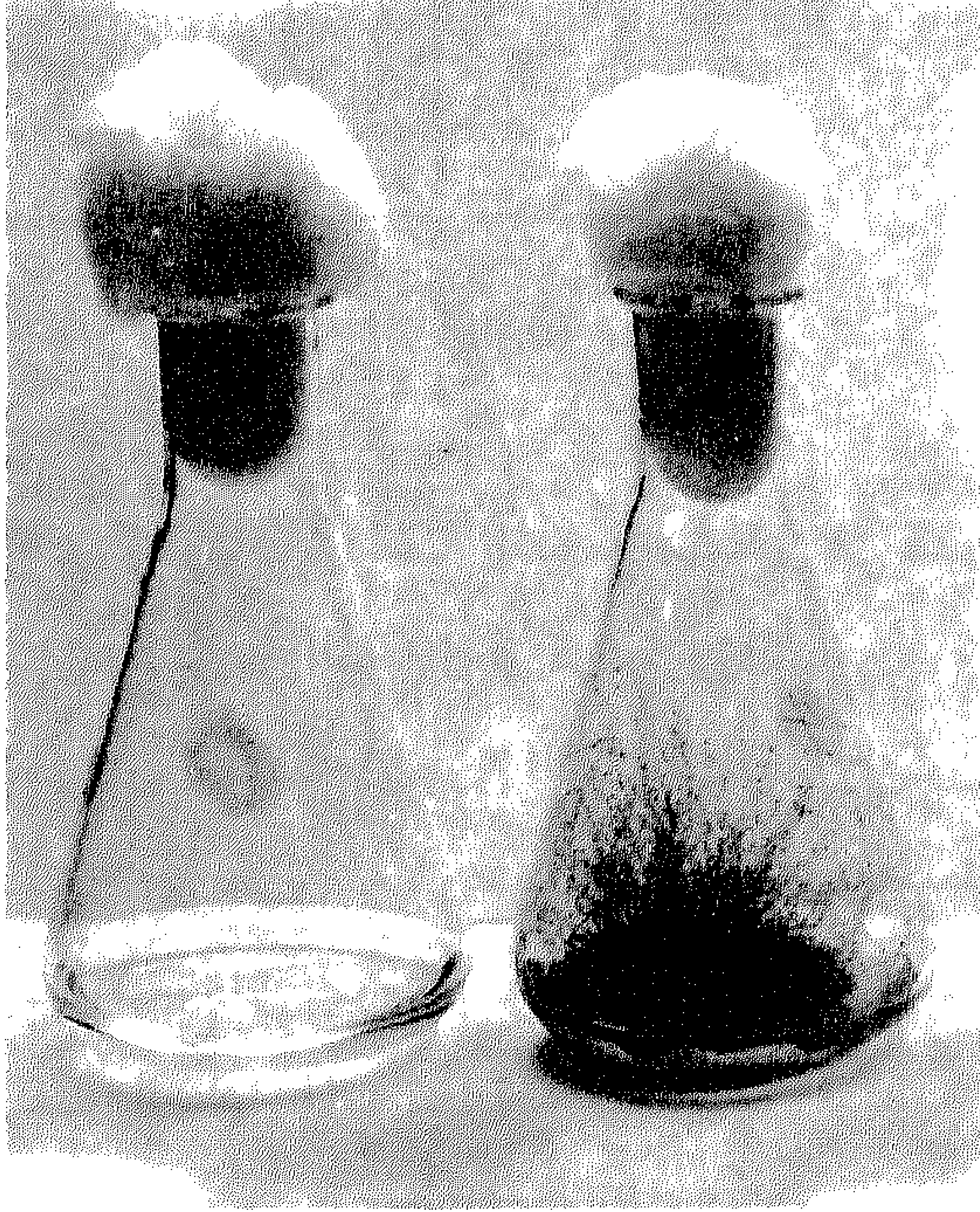
الثيامين : Thiamine

إن غالبية الفطريات تحتاج للثيامين ، وأى فطر خيطى يظهر نقصاً لڤيتامين فردى يكون غالبا لنقص الثيامين (شكل ١٣) . وجميع أنواع *Phytophthora* تحتاج الثيامين ، ولكن قليلا فقط من الفطريات البازيدية يفتقد لهذا الڤيتامين . وبعده البيوتين ، تظهر الخمائر فى أغلب الأحيان إحتياجها للثيامين . ويحتوى جزئ الثيامين على تركيبين حلقيين ، فى محل البريميدين وفى محل الثيازول :



والفطريات ناقصة الثيامين تتباين فى قدرتها على إستهلاك أنصاف إما البريميدين أو الثيازول أو كل جزئ الثيامين . ومعظم الفطريات ناقصة الثيامين يجب أن تمد بكامل جزئ الثيامين المفضل ويكون من الواضح أنها غير قادرة على تخليق أى جزء منه . وعديد من الفطريات تستطيع عمل جزء الثيازول من الجزئ وسوف تخلق جزئ الثيامين إذا تم إمدادها بالنصف البريميدينى . وبعض الفطريات لها طاقة تخليقية عكسية إذ تستطيع أن تصنع حلقة البريميدين فقط . ويستطيع جنس *Phycomyces* من توحيد حلقتى البريميدين والثيازول لعمل الثيامين ، ولكنه غير قادر على تخليق أى منهما .

والثيامين له دور فى تنظيم أيض الكربوهيدرات . والصورة النشطة من الثيامين هى بيروفوسفات الثيامين . (وهو أحد إسترات حمض البيروفوسفوريك) . ويعرف هذا أيضا بأنه كوكاربوكسيليز أى مرافق إنزيم الكاربوكسيليز . وحمض البيروفيك ، مفتاح وسطى فى التحول الغذائى للكربوهيدرات إذ يتحول إلى أسيتالدهيد وثانى أكسيد الكربون بواسطة إنزيم الكاربوكسيليز . ويميل حمض البيروفيك للتجمع فى المزارع الفطرية ناقصة الثيامين .



شكل (١٢) : تأثير الثيامين على نمو الفطر *Phycomyces blakesleea-nus* . النمو غائب فى البيئة ناقصة الثيامين على اليسار ، وظاهر فى البيئة المدودة بالثيامين على اليمين

البيوتين : Biotin

تظهر عديد من الفطريات نقصا للبيوتين (ڤيتامين H) ، رغم أن هذا النقص ليس شائعا جدا بدرجة الثيامين .ومعظم الخمائر تحتاج للبيوتين . ويتم تخليق جزئ البيوتين تبعا للمخطط التالى :

وبعض الفطريات ناقصة البيوتين يمكنها أن تنمو إذا مدَّت بالمركب الوسطى ديسيثوبيوتين ومن الواضح أنها تكون غير قادرة على تحويل حمض البيمليك إلى ديسيثوبيوتين : وتتضمن مثل هذه الفطريات ، *Neurospora crassa*



حمض بيميليك ← ديسيثوبيوتين ← بيوتين

Ceratostomella ips (من الفطريات الأسكية القارورية) ، وبعض الخمائر . ولا تستطيع فطريات أخرى أن تنمو إذا مدّت بالديسيثوبيوتين بل تحتاج إلى البيوتين لتشبع حاجاتها . وهذه الفطريات - التى تشمل الفطرين الأسكيين القاروريين *Sordaria fimicola, Ceratostomella pini* - بها إنسداد أيضى يجعلها غير قادرة على تحويل ديسيثوبيوتين إلى البيوتين .

ودور البيوتين غير واضح الفهم . ويبدو أنه يشترك فى تخليق حمض الأسبارتيك ، الذى يحل جزئيا محل البيوتين المطلوب ؛ فى تخليق الأحماض الدهنية كحمض الأوليك ، يحل جزئيا محل البيوتين فى تطفر *Neurospora crassa* وفى *Ceratostomella pini* (cochrane, 1958) .

الڤيتامينات الأخرى : The Remaining Vitamins

البيريدوكسين (ڤيتامين ب٦) تحتاج إليه فطريات أقل من تلك التى تحتاج إلى الثيامين أو البيوتين والنقص الجزئى أو الكلى للبيريدوكسين معروف بين الخمائر وشائع بصفة خاصة فى أنواع *Ceratostomella* وشكل البيريدوكسين كمرافق إنزيم يخدم فى إنزيمات عديدة تشترك فى أيض الحمض الأمينى .

والنقص لحمض البانتوثينيك شائع الحدوث بين الخمائر ، خاصة بين أنواع من *Saccharomyces* ، ولكنه حقيقة غير معروف بين الفطريات الخيطية . وحمض البانتوثينيك هو أحد مكونات مرافق إنزيم أ الذى يتوسط فى إنتقال الأكيل والتفاعلات المتعلقة به . ويعمل حمض البانتوثينيك على تجميع الجليكوجين كما يزيد من النشاط التنفسى فى الخمائر .

والنقص للإينوسيتول ، الريبوفلافين ، و حمض بيتاأمينوبنزويك نادر . يمد

الريبوفلاڤين مجموعة البروستيتيك لإنزيمات الفلاڤين ، المطلوبة فى التنفس ، و لإنزيمات مختلفة تدخل فى أيض النيتروجين . أما أدوار إنيوستول وحمض بيتاأمينوبنزويك فهى غير معروفة .

الفطريات ككائنات اختبار: Fungi as Test Organisms

فى عصرنا العلمى الحالى والمعقد تقنيا ، نحتاج للتأكد من تركيب المواد المعقدة والخلطات التى تستخدم كغذاء للإنسان ، الحيوانات ، الميكروبات – وناتجات التحول الغذائى من الكائنات الدقيقة – ومن التربة . فكميات وأنواع الڤيتامينات ، الأحماض الأمينية ، والعناصر تقدر عادة بإستخدام الكائنات الحية الدقيقة ذات النقص للمادة تحت البحث . وبنفس الطريقة ، يمكن أن تستخدم الكائنات الحية الدقيقة لتحديد المواد المضادة أو السامة لها . وإستخدام الكائنات الدقيقة لمثل هذه التحاليل يطلق عليه مصطلح «التقدير الحيوى bioassay» .

وقد استخدمت الفطريات بإتساع للتقديرات الحيوية للڤيتامينات متضمنة *Phycomyces blakesleeanus* للثيامين (شكل ١٣) *Saccharomyces carlesbergensis* للبيريدوكسين وحمض البانتوثينيك ، طفرات من *Neurospora crassa* لحمض بيتا أمينوبنزويك وللإنيوسيتول ، *Sacchayomyces cervisiae* للبيوتين .

وفطريات قليلة معزولة من الطبيعة تظهر نقصا للأحماض الأمينية ، لدرجة أن معظم التقديرات الحيوية للأحماض الأمينية تنجز باستخدام البكتريا ، رغم أن الطفرات المستحثة من *Neurospora* يمكن أن تستخدم أيضا . ويستخدم *Aspergillus niger* بإتساع لتقدير المتاح من النحاس ، المغنسيوم ، البوتاسيوم ، والموليبدنوم فى التربة .

طرق التقدير الحيوى : Bioassay Methods

إن أول ما نحتاج إليه لعملية تقدير حيوى ؛ هو إنتخاب الكائن المناسب الناقص فى القيتامين ، الحمض الأمين ، أو العنصر تحت الاختبار أو يكون حساسا لمادة مضادة . وستكون إستجابة الكائن متخصصة ، أى أنه سيستجيب لقيتامين ما ولكنه لا يستجيب لمشتقاته أو مركباته الوسطية ، على سبيل المثال . وبذلك سيكون الكائن حساسا بدرجة كافية لوجود المادة ويظهر إستجابة فى نموه لزيادة الجرعات والتى يمكن قياسها خطيا عند بعض التركيزات . وتختلف الأنواع كثيرا فى حساسيتها للمادة المختبرة .

تجهز بيئة صناعية تفتقر إلى المادة تحت الإختبار ولكنها تحتوى على جميع المواد الغذائية الضرورية الأخرى . تنقى هذه البيئة عادة لإزالة آثار المواد النشطة حيويا ، وتعتمد الطريقة المستخدمة على المواد التى يجب إزالتها (فيستخدم الترشيح خلال الفحم المنشط لتخليص البيئة من بقايا القيتامينات ، مثلا) . ويحتوى المركب النموذجى تحت الإختبار على قيتاميناته أو أحماضه الأمينية فى صورة مرتبطة غير متاحة لكائن الإختبار ، وبالتالى يجب إستخلاص هذه المواد وعمل محلول مائى منها بواسطة حمض أو تحليل إنزيمى . يضاف مستخلص المركب عندئذ إلى البيئة الأساسية بتركيزات متزايدة والتى تعطى نموذحيا نموا خطيا تقريبا يرجع للإستجابة للجرعات .

واللقاح المستخدم على جانب كبير من الأهمية . فقبل إستخدامه كلقاح ، ينمى الفطر على البيئة التى تمده بالكميات الملائمة تماما – وليس زيادة – من العوامل المطلوبة ، متضمنة المادة تحت الإختبار . وإذا كان الكائن خميرة وحيدة الخلية ،

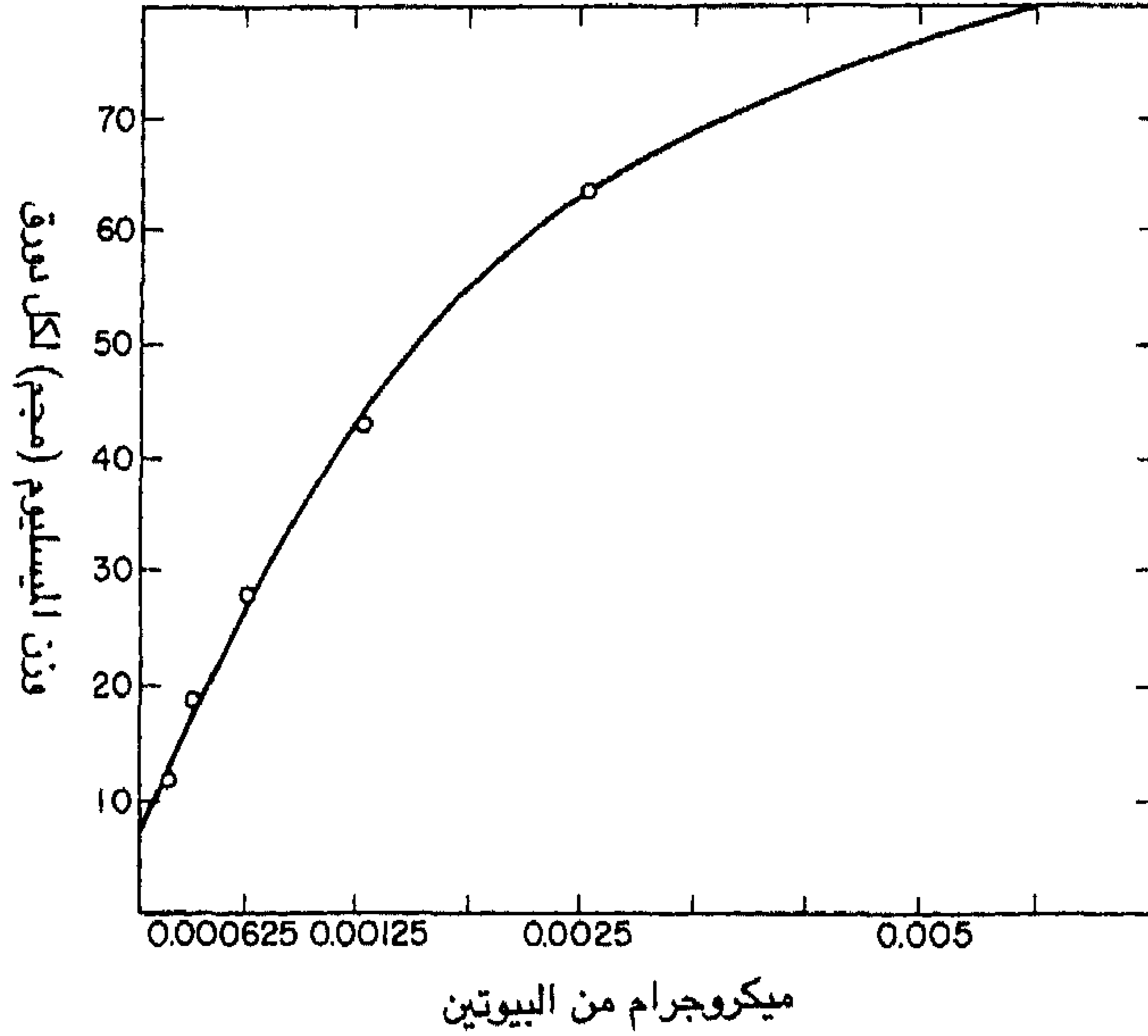
يتكون اللقاح من جراثيم غير نابتة أو نابتة أو من أجزاء ميسليومية . ويجب أن تكون كميات اللقاح المستخدمة قياسية بعناية لكى تعطى نتائج غير متأثرة بالتكرار .

والظروف التى يتم التحضين تحتها (ضوء ، حرارة ، إلخ) وكذلك طول فترة التحضين يجب أن تكون محكومة بدقة . وعند نهاية فترة التحضين ، نقدر كمية النمو إما بواسطة طرق قياس التعكير أو بطرق تحليل الوزن الجاف . ويجب مقارنة النتائج المحتصل عليها فى هذه الطريقة بأخرى قياسية لتقدير الكميات الفعلية الموجودة من المادة تحت الإختبار .

وأساسيات وضع طريقة قياسية للمقارنة سهلة جدا . إذ تضاف عينات كيميائية نقية من الڤيتامين ، الحمض الأمينى ، العنصر ، أو المضاد الحيوى إلى البيئة الأساسية النقية فى هيئة سلسلة تركيزات تصاعدية . تلقح هذه بالفطر المختبر وتسجل إستجابة النمو للمادة النقية . من النتائج ، يرسم منحنى قياسى Standard curve (شكل ١٤) . وبمقارنة نمو الفطر على المادة المختبرة غير المعروفة بالمنحنى القياسى ، يمكن تقدير كمية الڤيتامين ، الحمض الأمينى ، أو مركب آخر .

وتوجد معضدات كثيرة لإستخدام التقدير الحيوى . فعموما ، هذه الطرق أقل تعقيدا من تلك المتبعة فى التحليل الكيميائى . وليس من الضرورة الحصول على المادة فى صورة نقية كيميائيا ، كما أن كميات بسيطة من المادة تكون كافية . والتقدير الحيوى يمكن أن ينجز فى وقت قصير وبالحد الأدنى من المتطلبات . وفى بعض الحالات ، تكون طرق التقدير الحيوية أصح من التحليل الكيميائى ؛ فمثلا ،

التقدير الحيوى لمحتوى معدن فى التربة يقيس المعادن فى الصورة المتاحة للنبات وليست الكميات الموجودة بصورة مطلقة .

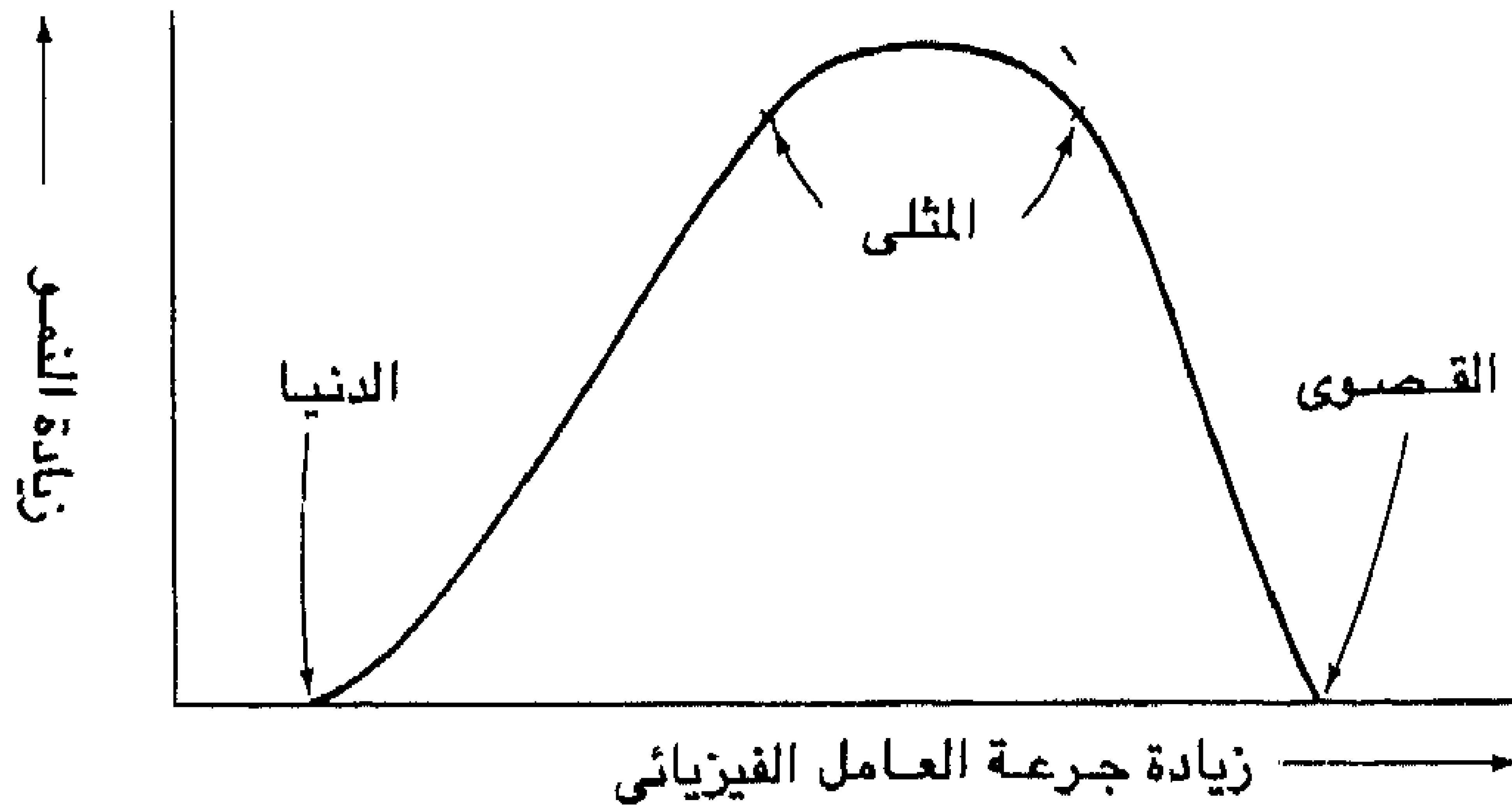


شكل (١٤) : منحنى نمو قياسى للفطر *Neurospora sitophila* على البيوتين .

الاحتياجات الفيزيائية للنمو : Physical Requirements for Growth

بالإضافة إلى توفر المواد الغذائية ، يجب أن تعرض الفطريات إلى الظروف الملائمة من درجة الحرارة ، الرطوبة ، الأس الهيدروجينى pH ، والضوء لكى يحدث النمو وعن كل من هذه العوامل البيئية الفيزيائية ، يوجد نطاق يحدث خلاله النمو . ويتحدد بنقطة حد أدنى والتى دونها لا يحدث نمو وبحد أقصى والتى فوقها لايحدث نمو . وعادة يوجد حد أمثل وهو جزء بسيط من المدى ، ويشير إلى أن أقصى معدل نمو يحدث عنده (شكل ١٥) . وتتميز منحنيات النمو التى ترسم

لتوضيح تأثير درجات الحرارة أو العوامل الفيزيائية الأخرى بنقاط الحد الأدنى ، الأمثل ، والأقصى . وهذه النقاط الرئيسية تعتبر دليلا مفيدا لسلوك الفطر المعطى وكنقاط مقارنة بين الفطريات ، ولكنها ليست قيما مطلقة لأنها يمكن أن تتغير تبعا لتغير الظروف المزرعية ، عمر الميسليوم ، أو للسلالة الوراثية الخاصة بالفطر .

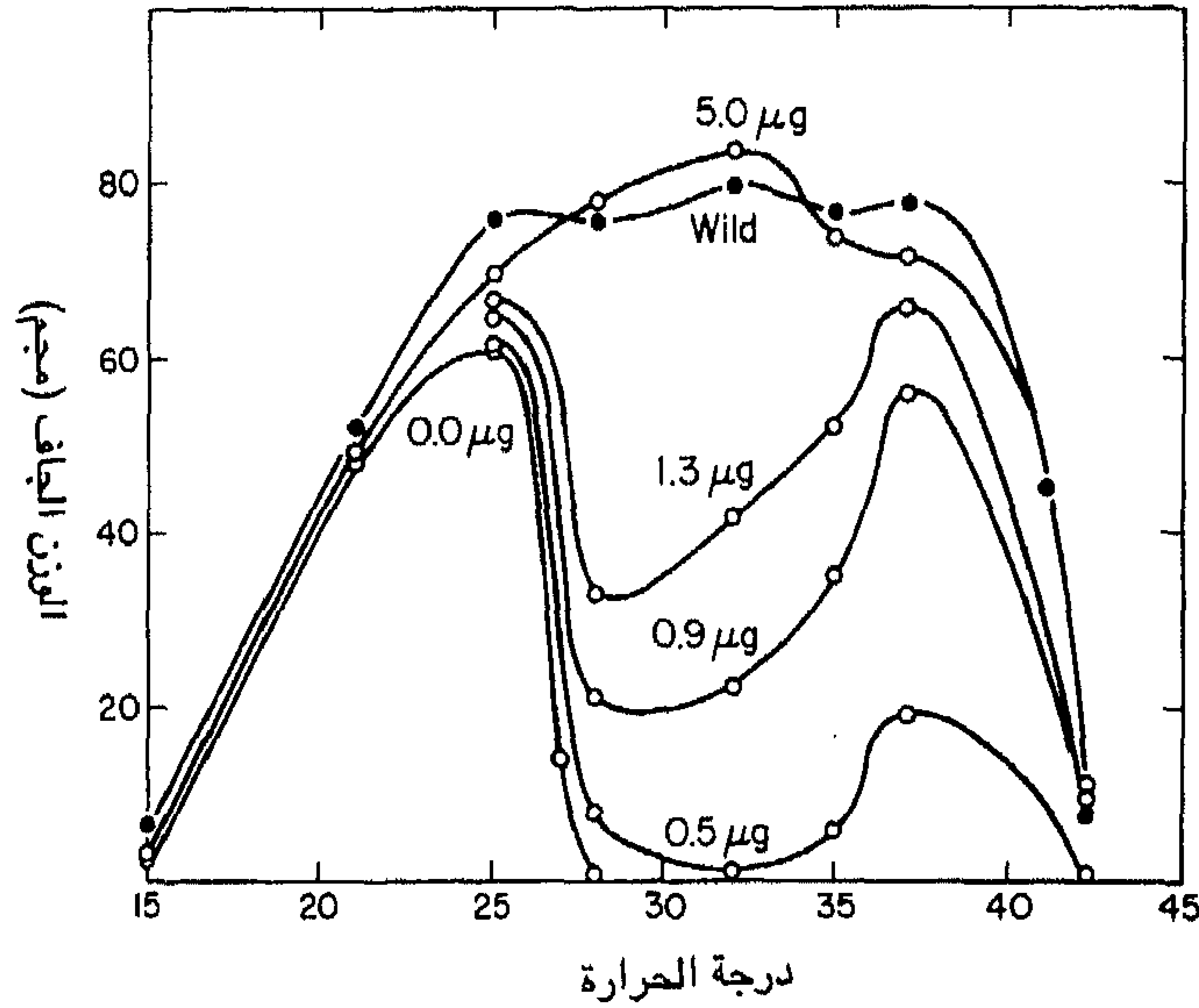


شكل (١٥) : منحنى نمو نظرى لفطر كاستجابته لأحد العوامل الفيزيائية ، يوضح الحدود الدنيا (Minimum) ، المثلى (Optimum) ، القصوى (Maximum) .

وحقيقة تتأثر جميع التفاعلات داخل الخلية بالعوامل الفيزيائية ، خاصة درجة الحرارة و الأس الهيدروجين ، ولكل تفاعل منها درجاته الدنيا ، المثلى ، والقصوى . وللعمليات الخلوية مدى يختلف كثيرا من حيث إمكانية عملها ؛ فدرجة حرارة معينة مثلا ، تلائم بعض التفاعلات ولا تلائم الأخرى . والقيمة المثلى للنمو - حينئذ - هى النقطة التى يكون عندها العامل الفيزيائى المعطى عند حده الأمثل ، أو على الأقل مناسبا ، لأكبر عدد من العمليات الأيضية .

والتغير فى الظروف البيئية الفيزيائية يغير إستجابة الفطر للعوامل الأخرى المؤثرة على النمو . فحالة الإحتياج للفيتامين ، مثلا ، قد تتطلب إلى مصدر

خارجى من ڤيتامين معين عند درجات حرارة وقيم أس هيدروجينى معينة ولكنها قد تكون غير مطلوبة عند سواهما (شكل ١٦) .



شكل (١٦) : نمو سلالة برية من *Neurospora* وطفرة حساسة لدرجة الحرارة ناقصة الريبوفلاڤين واستجابتها لدرجة الحرارة والتركيزات المختلفة من الريبوفلاڤين (يشار إليها على المنحنيات كميكروجرامات لكل ٢٠ ملليلتر من البيئة) . تحت ٢٥°م ، لم يكن الريبوفلاڤين مطلوبا للنمو ، بينما لم يحدث نموا فوق ٢٨°م دون الامداد بمصدر خارجى من الريبوفلاڤين .

درجة الحرارة : Temperature

درجة الحرارة تعتبر هامة جدا فى تقدير كمية وسرعة نمو كائن ما . وزيادة درجات الحرارة ذات تأثير عام فى زيادة النشاطين الإنزيمى والكيميائى . وكثير من التفاعلات الكيميائية تزداد عشرة أضعاف لكل ١٠ درجات مئوية إرتفاع ، ولكن النشاط الإنزيمى عادة يزداد ضعفين فقط لكل ١٠ درجات مئوية إرتفاع .

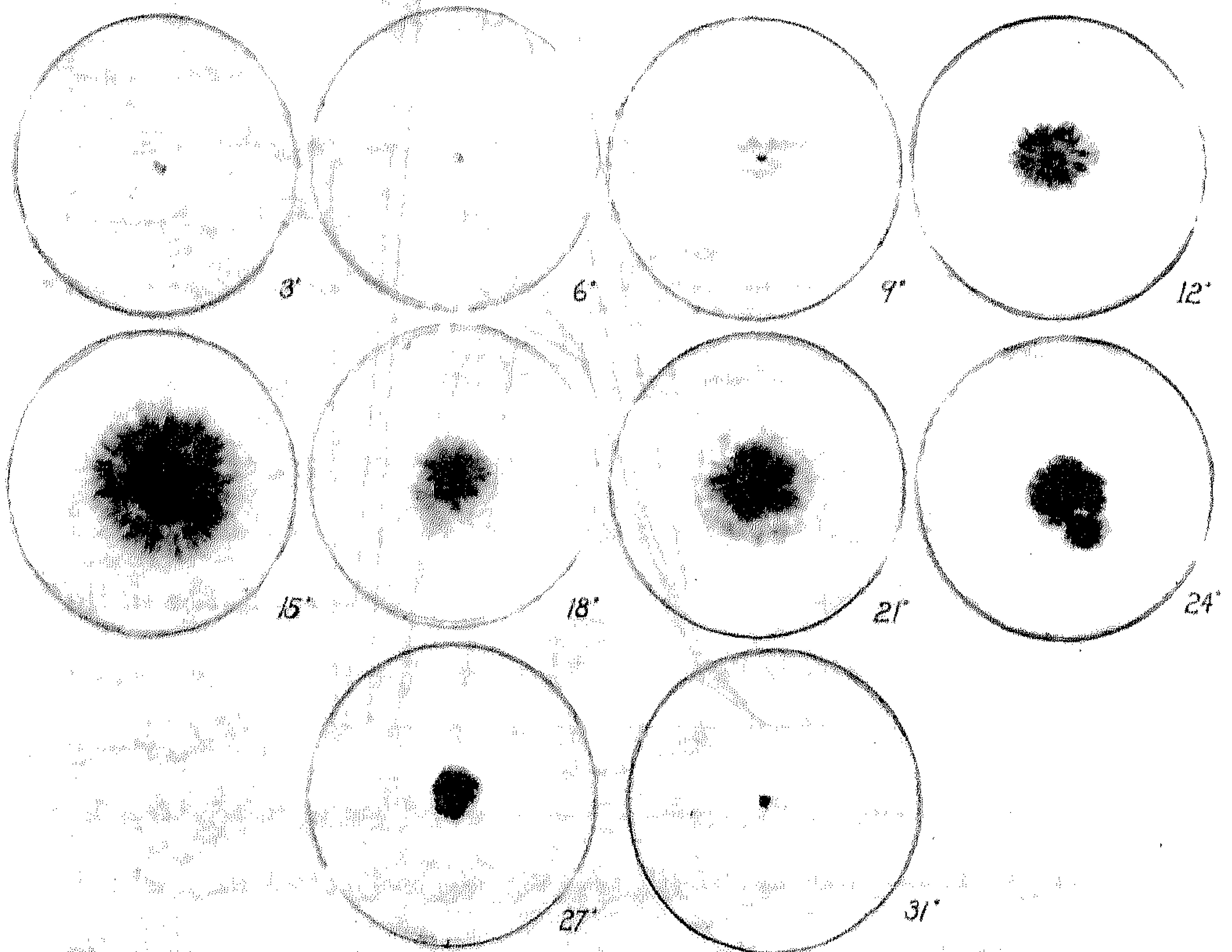
وبالتالى تصبح الإنزيمات غير نشطة عند متسويات درجات الحرارة العالية ؛ وبعض الإنزيمات يقف نشاطها عند درجات حرارة منخفضة مثل ٣٠°م . وإضافة إلى التأثير العام على معدل الأيض ، فقد تؤثر درجات الحرارة مباشرة على تخليق الڤيتامينات ، الأحماض الأمينية ، أو ناتجات أيض أخرى - ويرجع فشل بعض الفطريات للنمو على درجات الحرارة المرتفعة مباشرة إلى عدم قدرتها على تخليق مثل هذه المركبات المطلوبة .

وبدءا بدرجة الحرارة الدنيا التى تسمح بالنمو ، تزداد كمية نمو الفطر بإزدياد درجة الحرارة حتى تصل إلى الحد الأمثل . وخلال المدى الأمثل ، يكون معدل النمو ثابتا لحد ما . وعند زيادة درجة الحرارة عن الحد الأمثل ، يحدث إنعكاس لمعدل النمو حتى نصل إلى الدرجة القصوى التى يحدث عندها النمو (شكل ١٧) . فإذا نميت عدة مزارع على درجات حرارة مختلفة وقدرت كمية النمو لكل منها ، يمكن أن نرسم منحنى نمو نموذجى يوضح هذه الإستجابة .

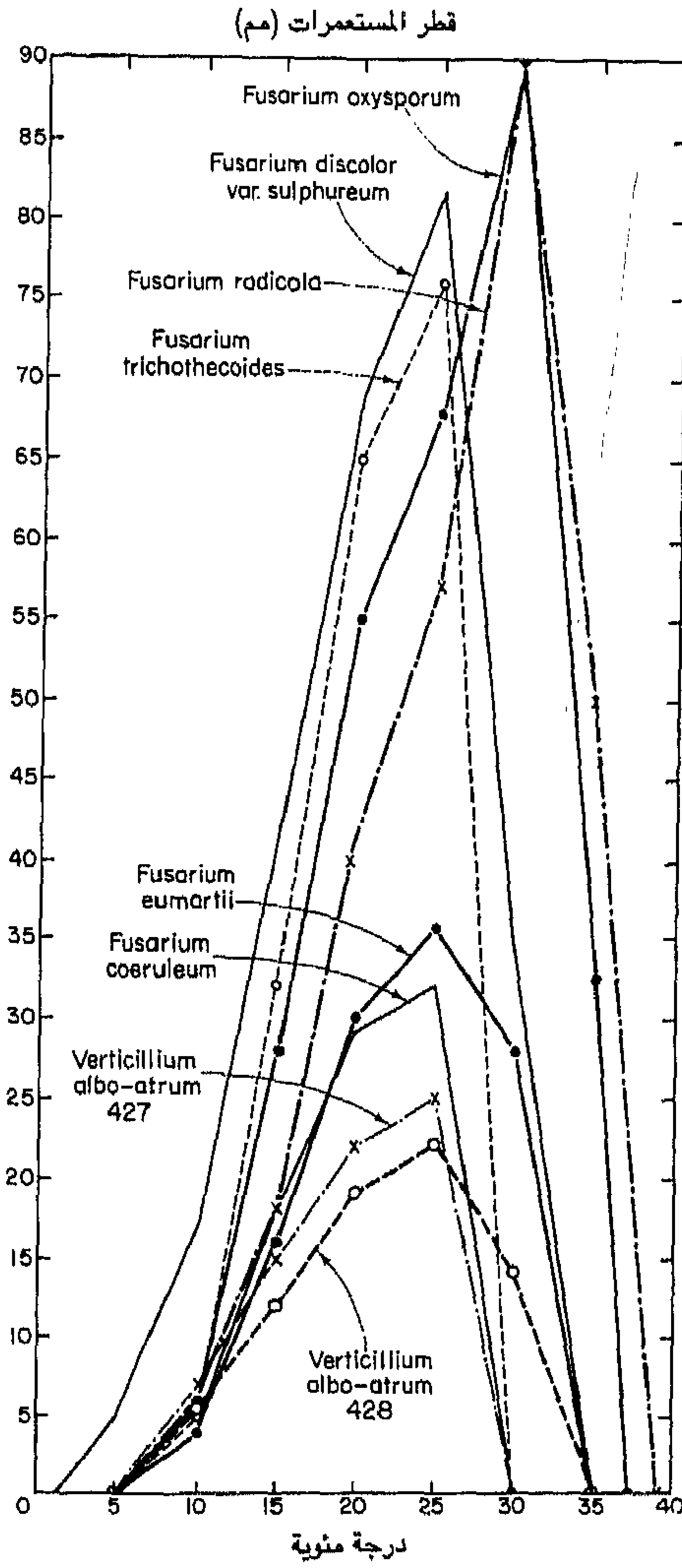
وعموما ، تتطلب الفطريات إحتياجات حرارية متشابهة (شكل ١٨) ، رغم وجود إستثناءات . فبينما تستطيع بعض فطريات تلف الأغذية من أنواع *Cladosporium* , *Sporotrichum* من النمو عند درجات حرارة منخفضة تصل إلى - ٥° إلى - ٨°م ، فإن الحد الأدنى من درجات الحرارة لنمو معظم الفطريات يكون بين صفر° ، ٥°م . وفى معظم الحالات ، يقع نطاق درجة الحرارة المثلى فى مكان ما بين ١٥° ، ٣٠°م ، مؤديا إلى إرتفاع منحنى النمو الحرارى . ولسلالة من الفطر *Coprinus fimetarius* درجة حرارة مثلى عالية بصورة غير عادية (٤٠°م) وهى تظل قادرة على النمو حتى عند ٤٤°م [يزداد النمو عند ٤٤°م معنويا بإضافة المثيونين إلى البيئة (Fries, 1953)] . ولقليل من الفطريات القدرة على النمو فوق الحد الأقصى من درجات الحرارة (٣٥° إلى ٤٠°م) ، ولكن النقطة التى

يحدث عندها الموت يمكن أن تكون عالية جدا . وتقع درجة الحرارة المميتة thermal death point لعديد من الفطريات تقريبا بين ٥٠° ، ٦٠°م عند التسخين فى البخار ، ولكن حرارة عالية جدا مثل ١٠٥°م يمكن أن تكون مطلوبة لمدة ١٢ ساعة لقتل جميع فطريات تعفن الخشب فى كتل جافة من الخشب (Cartwright and Findlay, 1934; Shell, 1923) .

وتختلف درجات الحرارة الدنيا ، المثلى ، والقصوى للنمو ، التكاثر ، ولإنبات الجرثيم .



شكل (١٧) : التأثير التكشفى لدرجة الحرارة على نمو *Phoma apiicola* فى مزرعة .



شكل (١٨) : منحنيات النمو / درجة الحرارة لثمانية فطريات تسبب أمراض العفن والذبول للبطاطس .

تركيز أيون الهيدروجين : Hydrogen Ion Concentration

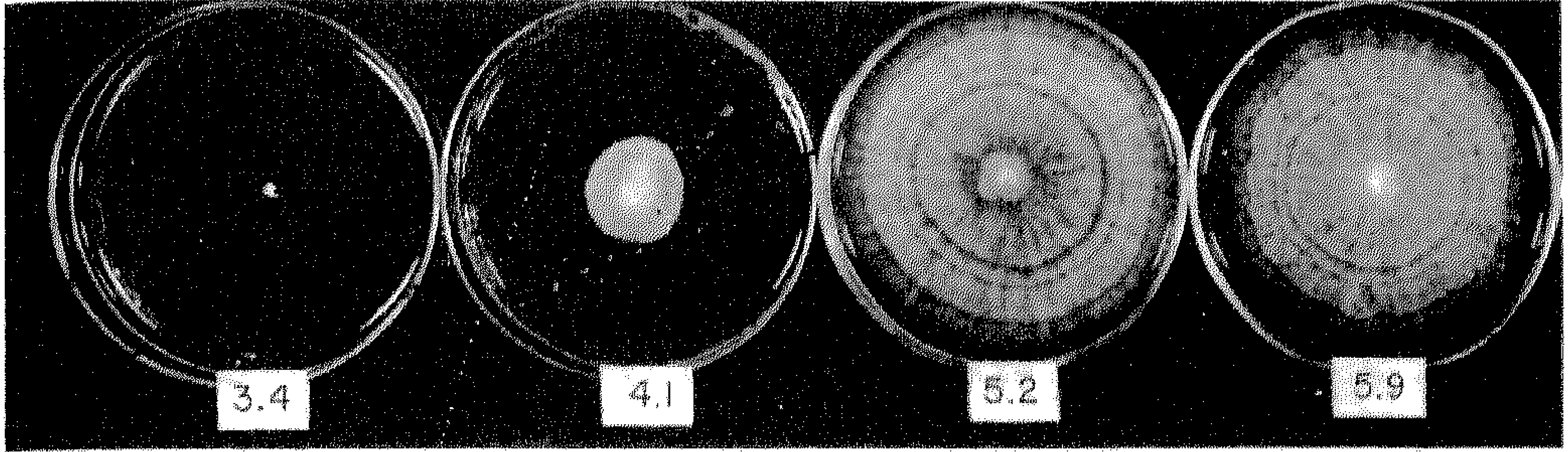
جميع الفطريات تلامس محاليلا سائلة فى الطبيعة أو المعمل ، وتركيز أيون الهيدروجين (pH) لهذه المحاليل يظهر تحكما على النمو الفطرى .

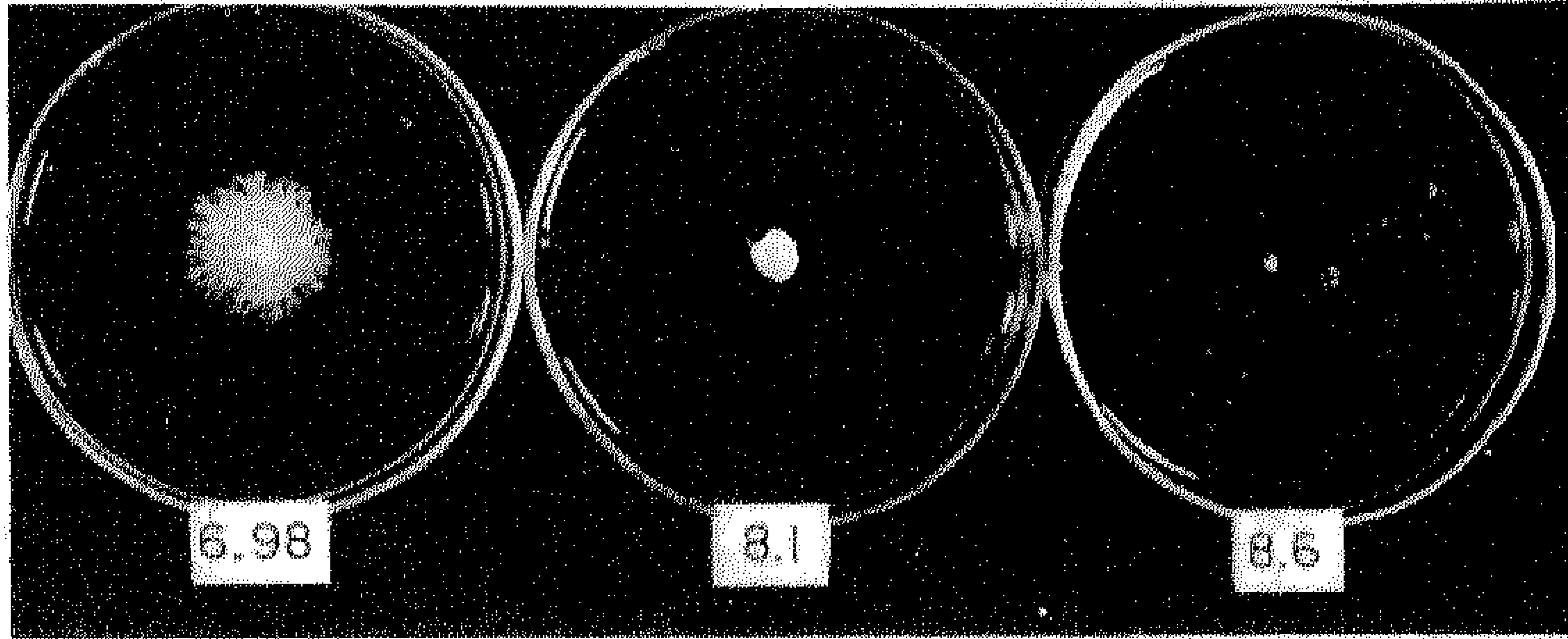
تأثيرات تركيز أيون الهيدروجين : Effect of Hydrogen Ion Concentration

من أحد تأثيرات تركيز أيون الهيدروجين هى قابلية الإستفادة من أيونات معدن معين . فأيونات المعدن قد تكوّن معقدا يصبح غير ذائب عند نطاق معين من الـ pH . فأيونات المغنسيوم والفوسفات يمكن أن تظهر فى صورتها الحرة عند درجات pH منخفضة ، ولكنها عند درجات pH الأعلى تكون معقدات غير ذائبة فتقلل إمكانية الإستفادة من هذه الأيونات بواسطة الفطريات . وأعراض نقص الحديد يمكن أن تظهر فى الوسط القلوى ذلك لأن معقد أيون الحديديك يصبح غير ذائب عند درجات pH العالية . ويكون التأثير مماثلا مع أيونات الكالسيوم والزنك .

والتأثير الثانى لدرجة الـ pH يكون على نفاذية الخلية ، والتى تتغير بحسب الدرجات المختلفة من الحموضة أو القلوية . ويكون التأثير ملحوظا بصفة خاصة علي المركبات التى تتأين . ومن التوضيحات الممكنة أنه عند درجات الـ pH المنخفضة يصبح الغشاءالبلازمى الإبتدائى مشبعا بأيونات الهيدروجين لدرجة تحد من مرور الكاتيونات الضرورية ، بينما عند درجات الـ pH الأعلى يصبح الغشاء مشبعا بأيونات الهيدروكسيل وبهذه الطريقة تحد من دخول الأنيونات الضرورية . فحمض بيتا أمينو بنزويك يكون فى صورة حرة دائما عند درجات الـ pH المنخفضة جدا ، ويتم أقصى إمتصاص لهذا الحمض عند درجات الـ pH

المنخفضة . وعند درجة pH ٦ تكون الحاجة لحوالى ثمانية أضعاف كمية حمض بيتا أمينو بنزويك المطلوبة عند درجة pH ٤ للحصول على نفس كمية النمو .





شكل (١٩) : التأثير التكشفى لدرجة الـ pH على نمو الفطر *Ceratocystis ulmi* فى مزرعة .

ويؤثر تركيز أيون الهيدروجين الخارجى أيضا على الـ pH داخل الخليـة ، والذى بالتالى يؤثر على النشاط الإنزيمى . والإنزيمات تكون غير نشطة عند أى من نهايتى درجة الـ pH ، ولكنها ذات مستويات pH مثلى مختلفة لنشاطها . فالبعض يكون أكثر نشاطا فى المحاليل الحمضية الضعيفة ، فى حين يكون البعض الآخر أكثر نشاطا فى المحاليل القلوية الضعيفة . وتقع الدرجة المثلى لمعظم الإنزيمات بين pH ٦ ، ٨ (شكل ١٩) . وتغير درجة الـ pH غير الملائمة قدرة

التخليق الطبيعى للخلية . فعلى سبيل المثال ، يستطيع الفطر *Sordaria fimicola* من تخليق الثيامين الخاص به ؛ ولكن عند زراعته على بيئة ذات درجات pH تبدأ من ٣٫٦ إلى ٣٫٨ ، فإنه يكون غير قادر على النمو مالم يمد بثيامين خارجى (Lilly and Barnett, 1947) .

النمو وتركيز أيون الهيدروجين : Groth and Hydrogen Ion Concentration

للفطريات مدى واسع من درجات الـ pH التى يمكنها النمو عندها والدرجة المثلى من الـ pH لمعظم الفطريات تكون على الجانب الحمضى من التدريج ، تحت pH ٧ . وأى منحنى نمو / pH هو متوسط لجميع تأثيرات الـ pH على العوامل العديدة التى تحكم النمو ولا يمكن تمثيلها كتأثير فردى . والنمو عند درجة الـ pH المنخفضة يحتمل أن يكون النتيجة المباشرة لإمكانية إستهلاك الحديد الأكثر ، أما النمو عند درجات الـ pH الأعلى فيمكن أن يعزى إلى زيادة النشاط الإنزيمى الذى تلائمه درجة pH عالية وليس من المستغرب أن معظم منحنيات النمو / pH تظهر إثنين من الدرجات المثلى لتركيز أيون الهيروجين . ومثل هذه الحالة تشاهد فى أنواع من *Coprinus* ، حيث تعتمد درجة الـ pH الدنيا وتتمثل فى إمكانية الإستفادة من الأيونات المختلفة . فإذا تم الإمداد بالحديد ، الزنك ، والكالسيوم فى صورة متاحة ، تندمج الدرجتين المثلتين الواضحتين فى واحدة ، ذات نطاق أمثل واسع (Fries, 1956) .

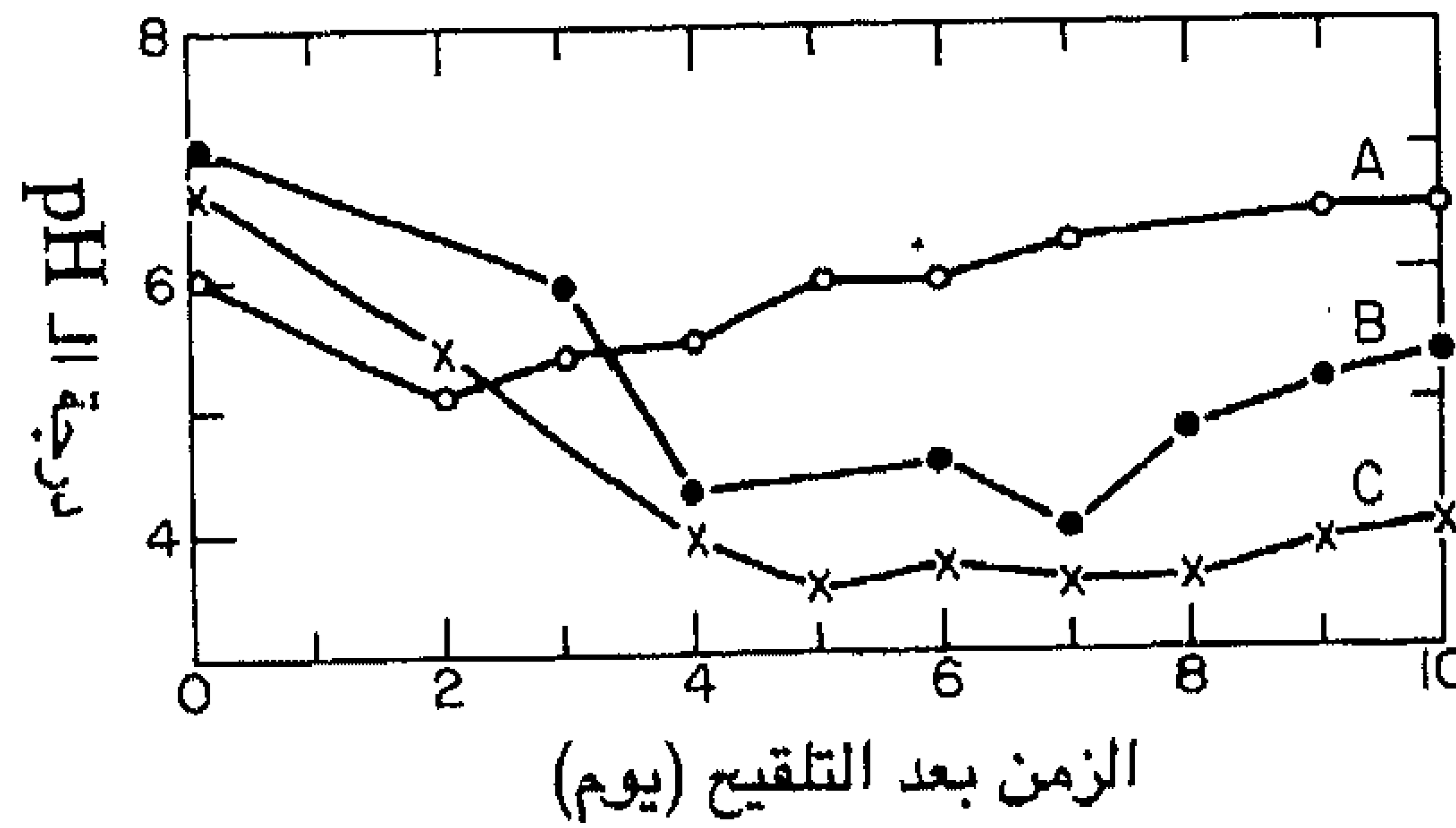
ومنحنيات النمو / pH لا تكون ثابتة ولكنها تتحور بتغير أى عدد من العوامل البيئية ، متضمنة درجة الحرارة ، عمر الميسليوم عند التقدير ، معدلات الكالسيوم والمغنسيوم ، ومصدر النيتروجين ولسهولة تغير الحدود الدنيا ، المثلى ، والقصوى

فى علاقات النمو / pH فإننا نختبر بعد ذلك مشاركة تركيز أيون الهيدروجين فى عدد كبير من عمليات النمو .

تغيرات أيون الهيدروجين المتأثرة بواسطة الفطر:

Hydrogen Ion Changes Effected by the Fungus

تغير الفطريات غالبا درجة pH البيئة التى تنمو فيها . فإمتصاص آنيونات أو كاتيونات بواسطة الفطر يمكن أن يوجه الـ pH إلى الإتجاه العكسى (شكل ٢٠) . ويمكن أن يشاهد المثال الجيد لذلك مع مصادر النيتروجين المختلفة . فإذا أضيف النيتروجين فى صورة ملح أمونيومى ، سوف يؤدى إستهلاك أيون الأمونيوم لأن تصبح البيئة حمضية أكثر . وعلى النقيض من ذلك إذا قدم النيتروجين فى صورة نترات صوديوم (ص ن أ٣) ،تصبح البيئةأكثر قلوية حيث يزال منها أيون النترات .



شكل (٢٠) : التغيرات فى درجة الـ pH فى مزارع *Penicillium notatum* باستخدام الجلوكوز وتغيير مصادر النيتروجين : (a) ص ن أ٣ ؛ (b) خليط من ص ن أ٣ والأحماض الأمينية تريبتوفان ، أسباراجين ، سستين ؛ (c) تريبتوفان ، أسباراجين ، وسستين .

وتحول المكونات المتعادلة إلى نواتج أيض حامضية أو قاعدية قد تكون أيضا مسئولة عن تغير درجة pH البيئة . ومن الأسباب الشائعة للنقص فى الـ pH هو تجمع الأحماض العضوية (خاصة أحماض الجلوكونيك ، البيروڤيك ، الستريك ، والساكسنيك) المتكونة من أيض السكريات . وثانى أكسيد الكربون (منتج جانبى لأيض الكربوهيدرات) يتحد مع الماء ليعطى حمض الكربونيك . وحمض الكربونيك يؤدى إلى خفض درجة الـ pH ، ولكنه لايؤثر فى وجود أحماض أقوى ويكون بيكربونات تحت الظروف القاعدية . وبطريقة مماثلة ، فإن إنطلاق أيونات الأمونيوم من هدم الأحماض الأمينية والبروتين يمكن أن تؤدى إلى إرتفاع درجة الـ pH . وتعتمد حدود الـ pH فى وسط المزرعة على المعدل النسبى وحدوث العمليات المغيرة للـ pH هذه والإمتداد الذى نظمت إليه البيئة .

الرطوبة : Moisture

تحتاج الفطريات لمستويات رطوبة عالية نسبيا ، رغم أن غالبية الفطريات الراقية تستطيع النمو فى غياب الماء الحر . كما أن الرطوبة النسبية العالية مطلوبة أيضا . ويحدث أقصى نمو لمعظم الفطريات عند رطوبة نسبية من ٩٥ ٪ إلى ١٠٠ ٪ ، ويقل النمو أو ينعكس عند الرطوبة النسبية ٨٠ ٪ إلى ٨٥ ٪ . وقليل من الفطريات تنمو عند رطوبة نسبية منخفضة تصل إلى ٦٥ ٪ .

وتتوفر ظروف الرطوبة الكافية فى التقنيات المزرعية الروتينية . فتحتوى بيئات الآجار على ماء مرتبط داخل الجيل ، ويكون الجو داخل طبق بترى أو الدورق ذو رطوبة نسبية قريبة من ١٠٠ ٪ . وفى الطبيعة ، تقدر القابلية للنمو على الطبقة التحتية المتاحة جزئيا بالمحتوى الرطوبى للطبقة التحتية . فالخشب ، على سبيل

المثال ، لا يتعفن بواسطة الفطريات إذا كان محتواه من الرطوبة أقل من ٢٠ ٪ . وفطريات التربة تنمو أفضل عند درجات رطوبة متوسطة عن تلك المرتفعة ، ولكن ذلك يرجع إلى تهوية التربة (و بالتالى الإمداد بالأكسيجين) والذى يقل عندما يرتفع محتوى التربة من الرطوبة .

وتنمو الفطريات إما بداخل أو بملامسة المحاليل المائية المحتوية طبيعيا على بعض السكريات أو الأملاح الذائبة على الأقل . وكما نعلم ، فإن تركيز المواد الذائبة يزيد التركيز الأسموزى للمذيب الذى تذوب فيه . ومعظم الفطريات تنمو بصورة أفضل على التركيزات الأسموزية الأقل نسبيا (٥ر٠ مول أو أقل) . والكثير يمكنه تحمل (مقاومة) التركيزات الأسموزية الأعلى ، خاصة إذا أتيحت لها الفرصة بالتهيئة التدريجية لزيادة مستوياتها من التركيزات الأسموزية الأعلى . وتختلف درجة التحمل من نوع إلى نوع . ويقف نمو الفطريات أو يثبط عندما يتعدى تركيز السكر الذائب حوالى ٢ مول (Burnett, 1976) . وتوجد الفطريات التى تتحمل التركيزات الأسموزية العالية غالبا على المواد السكرية المركزة مثل المربى ، الرحيق ، العسل ، وعصائر الفواكه . ومثل هذه الفطريات قد تتطلب حتى لمثل هذا التركيز الأسموزى العالى ؛ مثال ذلك رفيق الخميرة *Eremascus albus* (Paughand Gray, 1969) . فالفطر *E. albus* لن ينمو على بيئة ذات تركيزسكروز منخفض (أقل من ٥ ٪) ولكنه ينمو مباشرة على بللورات السكروز . ويحدث نموه على بيئة ذات تركيز سكروز يقرب من ٤ر١ مول ، ولكنه يظل ينمو جيدا على تركيز ٣٣ر٢ مول سكروز . ولايعتمد النمو الأمثل للفطر *E. albus* على قابلية السكروز كمادة غذائية (فمادة سكرية أخرى تنتج تركيزا أسموزيا عاليا ستعطى نتائج مماثلة) . وتتكيف فطريات أخرى للتركيزات العالية

من الأمـلاح ، وهذه توجـد فـى الماء المالح أو فـى مـاء البـحر . والفطريات البـحرية تنتج نموها الأمثل عند إمدادها ببيئة تحتوى على ما يقرب من ٥٠ ٪ إلى ١٠٠ ٪ مـاء بحـر ، ولكن تركيـزات الملح المماثلة تثبط نمو أو تكاثر الفطريات الأرضـية . ولقد إقترح أن هذا الإختلاف فى درجة تحمل الملوحة هى العامل الرئيسى الذى يبقى على الفطريات البـحرية كمجموعة بيئية منفصلة عن الفطريات الأرضـية (Jones and Byrne, 1976) .

الضــوء : Light

الضـوء هو جـزء طبيـعى لأى بيئـة . وتتـعرض الغـالبـية العظمى من الفطريات لتبادل دورتى ضوء النهار وظلام الليل ، بينما توجد فطريات أخرى متعمقة داخل التـربة أو أنسـجـة العـائل ومـثلها تكون فى إظلام تام . وتخـتلف شـدة الضـوء فى الطبيـعة : ففطر ينمـو أسفل ورقة فى الغابة لايكون معرضا لمثل شدة الضوء التى يتعرض لها فطر ينمو على الأرض أو على سطح نبات غير مظلل .

ورغم أن مـعدل النمـو و / أو الكفـاءة التـخليـقـيـة لبـعض الفطريات ترتبـط بالضـوء ، فإن نمو مـعظم الفطريات لا يكون حسـاسـا للضـوء . والتـأثير الأكثـر إنتشـارا للضـوء على نمو الفطر هو ذلك التثبيط فى الضـوء القوى . وهـذا التثبيط يمكن التغلب عليه أحيانا بإضـافة مواد طبيـعية للبيـئة ، حيث يقتـرح أن الضـوء القوى يـحطم الڤيـتـامينـات المطلوبة (كمـا ذكر Barnett, 1968; Robbins and Hervey, 1960) . وعلى كل حـال ، يمكن إسـتـمـالة النمـو الخـضـرى لبـعض الفطريات المائية بواسطة الضـوء . وقد شـوهدت إستـمالة النمو هذه فى الفطر الأسكى البـحـرى *Buergenerula spartina* (Gessner, 1976) وفـى الـفـطـر

Blastocladiella emersonii (أحد أفراد البلاستوكلاديات) . والوزن الجاف للفطر *B . emersonii* المنمى فى الضوء يكون كثيرا لدرجة تصل إلى ١٤١ ٪ من الوزن الجاف للمزارع المنماه فى الظلام (Cantino and Horenstein, 1956) . والضوء يمكن أن يحث كلا من التأثيرين التشجيعى والتثبيطى على التراكيب الخضرية لنفس الفطر . ومثال ذلك الفطر *Candida albicans* ، الذى يثبط نموه عند تعرضه للضوء ولكنه أيضا يشجع تخليق الكربوهيدرات (Sattarelli and Coppla, 1979) .

والضوء الأزرق يخفض تخليق صبغة الميلانين وأيضا إنزيم التيروزينيز فى أحد طفرات *Neurospora crassa* ، ولكنه ذو تأثير عكسى على الفطرين *Cldosporium mansnii, Aureobasidium pulluans* (Page, 1965) .

والضوء قد يؤثر أيضا على تكوين التراكيب التكاثرية أو قد يوجه تحركات التراكيب التكاثرية ضوئية التغذية . وعموما ، تعرف أمثلة كثيرة ومتزايدة عن تأثير الضوء على التكاثر عنها على النمو الخضرى . وتوجد معلومات إضافية حول تأثيرات الضوء وطريقة عمله مع الفطريات فى الفصل الثالث .

التهوية : Aeration

يوجد مركبين فى الهواء ذوى أهمية خاصة للفطريات : هما الأكسيجين وثانى أكسيد الكربون . والأكسيجين حيوى لتنفس الخلية ، حيث يتأكسد أحد مصادر الطاقة إلى ثانى أكسيد الكربون والماء وتنطلق طاقة ميسرة للخلية . ويتجمع ثانى أكسيد الكربون كنتيجة لتنفس الخلية بواسطة الفطريات أو كائنات أخرى . ويناقش التنفس بعد ذلك فى الفصل الثانى . وبالإضافة إلى ذلك ، وكما ذكر

سابقا ، فإن بعض الفطريات تستطيع تثبيت ثانى أكسيد الكربون الجوى وتستخدمه كمصدر للكربون . ويمكن أن يؤكد ذلك تجريبيا بإمداد ثانى أكسيد كربون نشط إشعاعيا للفطر ويلاحظ أن الفطر يحول ثانى أكسيد الكربون المشع هذا إلى مركبات عضوية بداخله .

ومن المعروف جيدا أن معظم الفطريات هوائية حتمية obligate aerobs وتحتاج على الأقل لبعض جزيئيات الأكسجين الحرة فى الجو المحيط . ووجد أن الفطريات عموما تنمو على أو بالقرب من سطح طبقاتها التحتية (مثل الأغذية كاللحوم ، الجبن ، خشب الأشجار الحية ، أو التربة) ولكنها عزلت أيضا من طبقات تحتية منزوع منها الهواء . وسوف تفشل فطريات عديدة لأن تنمو فى مزارع إذا لم يكن الأكسيجين الجزيئى حرا ومتاحا . ويقاس ضغط الأكسجين فى الفضاء طبيعيا كـ ١٦٠ ملليمتر زئبق ، ولكن بعض الفطريات تنمو جيدا فى كميات متناهية الصغر من الأكسيجين (قليلة لدرجة تصل إلى ١٠ إلى ٤٠ ملليمتر زئبق) . وهذه القابلية الواضحة والملائمة لمدى واسع من الأكسيجين المتاح ربما تشير إلى أن تغير الأكسيجين فى الطبيعة ليس عاملا محددا للنمو الفطرى (Tabak and Cooke, 1968 a) . وبعض الفطريات لا هوائية إختياريا facultative anaerobs وهى لاتستطيع البقاء فقط فى غياب الأكسيجين القياسى ولكنها أيضا تنمو وتتجرثم تحت مثل هذه الظروف . والفطريات اللاهوائية إختياريا يمكنها إستخدام الأكسيجين المرتبط بالإضافة إلى الأكسيجين الجزيئى الحر الجوى . وتستطيع الفطريات اللاهوائية إختياريا البقاء فى بيئات عديدة ذات مستويات أكسيجين قليلة جدا ؛ وهذه تشمل طين البرك والينابيع الملوثة (Tabak and Cook, 1968 b). ورغم أن عديد من البكتريا لاهوائية حتمية حيث لايمكنها أن

تنمو فى وجود الأكسيجين الجزيئى الحر ، فإننا لانعرف أى فطريات لا هوائية حتميا (Tabak and Cook, 1968 a) .

والإستهلاك الفعال لمركبات الكربون أو النيتروجين كمصادر غذائية قد يتأثر بكمية الأكسيجين المتاحة فى الجو . فعلى سبيل المثال ، فى الجو الهوائى ، يستطيع الفطر *Mucor rouxii* من إستهلاك نوعيات مختلفة من مصادر الكربون والأحماض الأمينية للنمو ، ولكنه تحت الظروف اللاهوائية يستهلك الهكسوزات فقط كمصدر كربونى . ويستخدم - بفقر - الأحماض الأمينية كمصدر نيتروجينى (تخدم أيونات النترات أو الأمونيوم كمصدر نيتروجينى أفضل تحت الظروف اللاهوائية) . وعدم توفر الأكسيجين يزيد أيضا الإحتياج إلى المواد الغذائية فى الفطر *M. rouxii* ويقلل النمو (Bartnicki-Garcia and Nickerson, 1962) . وبنفس الطريقة ، يمكن تحسين نمو العديد من الفطريات تحت الظروف اللاهوائية بإضافة البيوتين والثيامين (Tabak and Cooke, 1968 b) أو مستخلص الخميرة للبيئة (Deploey and Fergus, 1975) . ويحتوى الهواء الجوى عادة حوالى ٣ر٠ ٪ ثانى أكسيد الكربون ، ولكن تركيزات عالية من ثانى أكسيد الكربون الناتجة من التنفس الخلوى يمكن تجمعها فى أوانى المزارع المغلقة بإحكام أو فى الطبيعة . والبيئات الطبيعية التى توجد بها مستويات عالية من ثانى أكسيد الكربون تنتج غالبا من تنفس خلايا مختلف الكائنات مرتبطة مع التهوية الفقيرة . وتشمل هذه البيئات المياه الآسنة ومياه البرك والمستنقعات حيث تنتشر البكتريا والأنسجة الخشبية لنبات عائل حيث يتجمع ثانى أكسيد الكربون المنتج بالنبات العائل . والفطريات عموما يثبط نموها بتركيزات من ثانى أكسيد الكربون أكثر من ١٠ - ١٥ ٪ ولكن كمية ثانى أكسيد الكربون التى يمكن تحملها

تختلف بين الفطريات . فالفطرين *Fusarium oxysporum* , *F. eumartii* ، اللذان ينموان تحت الظروف الجوية الطبيعية ، يمكنها تحمل تركيز ثانى أكسيد الكربون يصل إلى ٧٥٫٣ ٪ (Hollis, 1948) . وبعض الفطريات التى تستوطن الماء الآسن يمكنها أن تتحمل تركيزات أعلى من ثانى أكسيد الكربون . وكمثال لهذه الفطريات *Aqualinderella fermentans* ، أحد أفراد الفطريات البيضية . ينمو الفطر *A. fermentans* نموا فقيرا تحت الظروف الجوية الطبيعية ، ولكن نموه يتحسن بالفعل عندما يزداد تركيز ثانى أكسيد الكربون إلي ٢٠ ٪ ، ويمكنه تحمل تركيز يصل إلى ٩٩ ٪ (Emerson and Held, 1969) . ويشذ الفطر *A. fermentans* لأنه يحتاج فعلا لثانى أكسيد الكربون لنموه الأمثل . وإضافة لما سبق ، فإن هذا الفطر يمكن أن ينمو فى غياب الأوكسجين الجوى .

ونمو الفطريات يثبط أحيانا بالغياب الكامل لثانى أكسيد الكربون أو بتركيزات الأوكسيجين الأكثر كثيرا عن تلك الموجودة طبيعيا فى الجو (Tabka and Cooke, 1968 a) .

ومن خصائص الجو الأخرى أنه قد يحتوى على مركبات عضوية طيارة (عادة) . والمعروف أن الفطريات تنتج نوعيات عديدة من نواتج الأيض العطرية ، متضمنة الكحولات ، الألدهيدات ، ومركبات عضوية أخرى مثل الكومارين . وناتجات الأيض العطرية تنتج فى الطبيعة بواسطة النباتات الراقية ، البكتريا ، والأكتينوميسيتات . وتتجمع المواد الطيارة إما فى أوعية المزارع المغلقة أو فى أوساط رديئة التهوية . وللمواد الطيارة تأثيرات إما تثبيطية أو تشجيعية على نمو وتكاثر الفطريات : ويتوقف اختلاف التأثيرات على نوع وتركيز المادة الطيارة وكذلك نوع الفطر . وقد شوهد تشوه الخيوط الفطرية والجدر الخلوية السميكة

غير الطبيعية فى بعض الفطريات التى عرضت للمواد العطرية المنتجة بواسطة البكتريا (Moore-Landecker and Stotzky, 1973) . ومن المحتمل أن معظم هذه المركبات الطيارة يظهر تأثيرها على الفطر بواسطة تنظيم الأيض الداخلى وليس بعملها كمادة غذائية (Fries, 1973) .

الفصــل الثــانى

الأيــض (التحــولات الغــذائية)
Metabolism

درسنا فى الفصل السابق إمتصاص الغذاء والظروف الغذائية والبيئية التى تساعد على النمو . ولاينتهى مستقبل المواد الغذائية بهضمها المبدئى ودخولها إلى الخلية ، ذلك لأنها ستشترك فى عمليات التحول الغذائى (الأيض) فى الخلية . ومسارات التحول الغذائى من طرازين عامين : (١) مسارات الهدم Catabolic pathways التى تحطم مادة إلى صورها الأبسط (الهضم ، الذى نوقش فى الفصل السابق ، يعتبر أول تفاعل هدم) ، (٢) مسارات البناء anabolic pathways والتى من خلالها يتم تخليق مكونات الخلية . وتشمل العمليات التخليقية تكوين الكربوهيدرات ، البروتينات ، الليبيدات ، والبروتينات النووية الشائعة لجميع أشكال الحياه ، وكذلك بعض نواتج الأيض الفطرية المتخصصة . إنه أبعد من دائرة الضوء فى هذه المعالجة أن نتناول كل المسارات الأيضية المعروفة والتى تحدث فى الفطريات ، ولهذا السبب سيعطى الإهتمام لأيض الكربون ، النيتروجين ، والدهن .

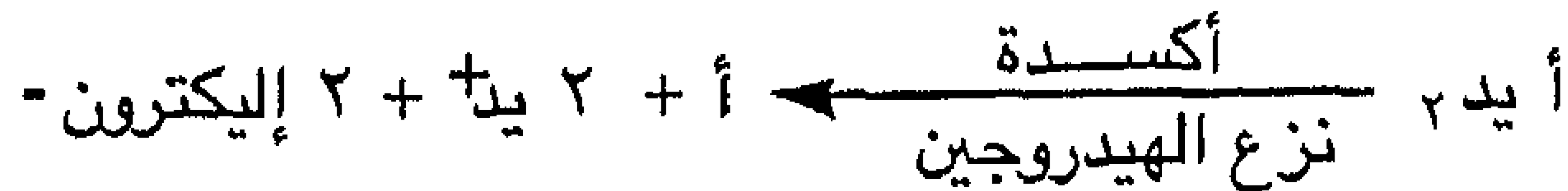
أيض الكربون : Carbon Metabolism

التنفس : Respiration

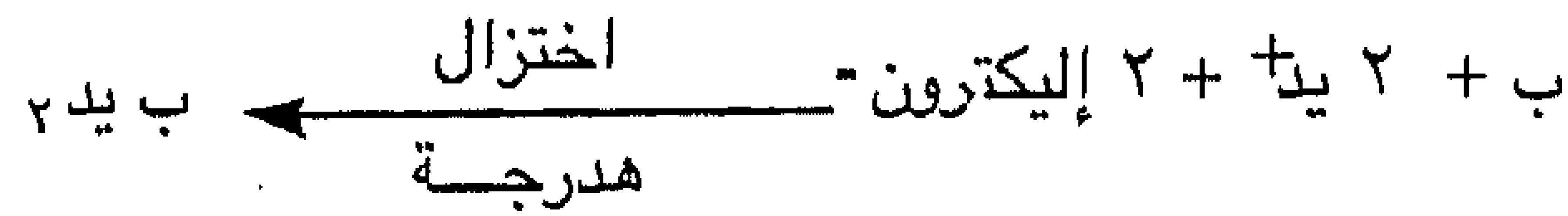
تشتق الكائنات طاقة نافعة ومركبات وسطية للتخليق من أكسدة المواد فى عملية يطلق عليها مصطلح التنفس الخلوى cellular respiration . والمواد التى يحتمل أكسدتها بواسطة البكتريا ذاتية التغذية تشمل الأمونيا ، النيتريت ، والكبريت . والمادة التى تتأكسد بصورة شائعة بواسطة الفطريات ، النباتات ، والحيوانات هى الجلوكوز . وحيث أن الجلوكوز يتكسّرفى عملية التنفس ، فيقال أيضا أنه هدم .

الأكسدة الحيوية : Biological Oxidation

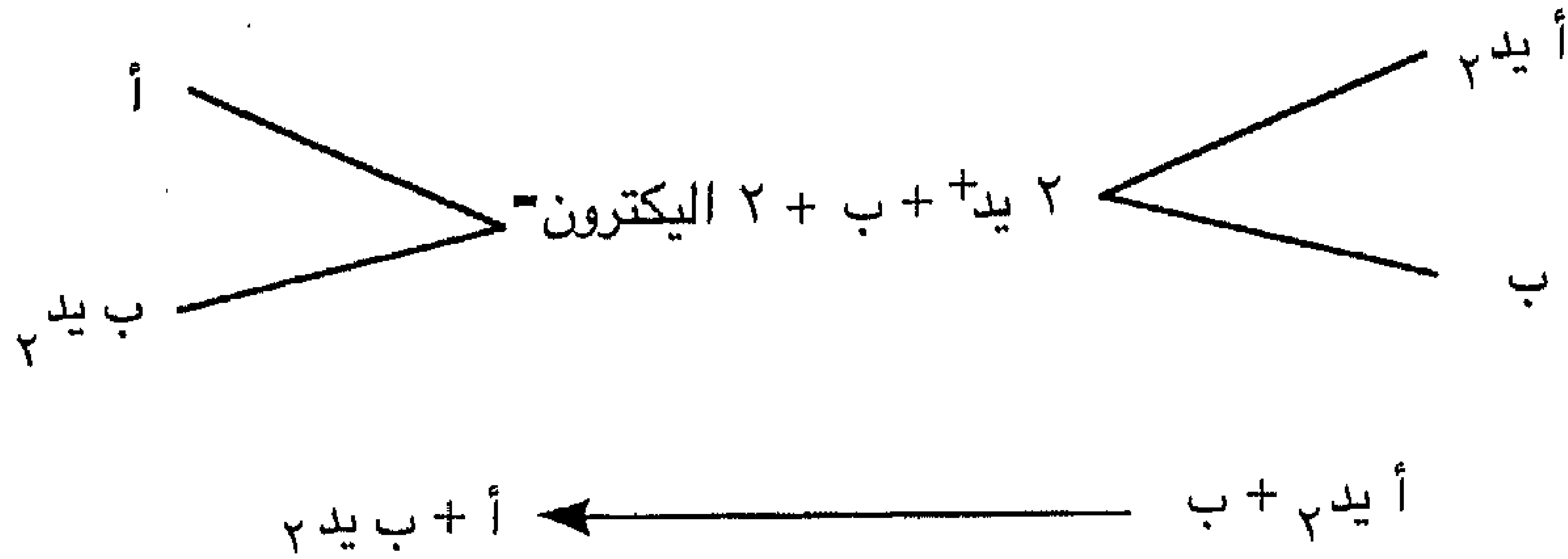
حيث أن التنفس الخلوى هو أساسا عملية أكسدة ، فيجب أن نأخذ فى الاعتبار ميكانيكية الأكسدة الحيوية . والأكسدة هى إزالة أو فقد اليكترونات من مادة (مادة أ ، على سبيل المثال) . ولا تستطيع هذه الإليكترونات أن تبقى حرة بل يجب أن تتحد بمادة أخرى (مادة ب) ، والتى تختزل . إذن فتفاعل الأكسدة يجب دائما أن يصاحب بتفاعل إختزال ، وفى هذه الحالات ، تكون الأكسدة مكافئة لنزع الهيدروجين . ولهذا السبب تكون المادة (أ) ، التى تأكسدت ، هى معطى للهيدروجين والمادة المختزلة (ب) هى مستقبل للهيدورجين . وتتابع الأكسدة - الإختزال يمكن تخطيطه كما يلى : أكسدة المادة أ يدم (معطى الهيدروجين) :



وإختزال مادة (ب) (مستقبلة الهيدروجين) :



ويجمع هذين التفاعلين :



أ يد٢ + ب ← أ + ب يد٢

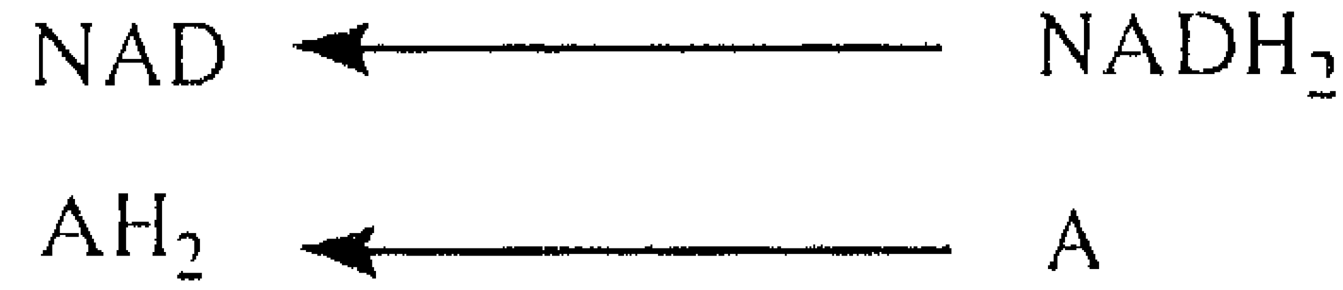
فالتنفس الخلوى ليس تفاعلا فرديا كما أشير عاليا ولكنه فضلا عن ذلك تتابع خطوات من تفاعلات أكسدة يحدث فيها مرور هيدروجين واليكترونات من مادة لأخرى .

إنطلاق الطاقة : Energy Release

من أدوار التنفس الرئيسية إطلاق طاقة كيميائية من المادة المؤكسدة وجعل الطاقة متاحة للإسراع من تفاعل تخليقى آخر داخل الخلية . فالأكسدة تفاعل كيميائى ينتج عنه طاقة exergonic ، بمعنى أن طاقة تنطلق عندما تحدث الأكسدة . وتنطلق الطاقة فى صورة كيميائية يمكن إستخدامها للسماح لتفاعل يحتاج لطاقة endergonic لأن يحدث . وتنطلق الطاقة أثناء التنفس فى شكل أيونات الهيدروجين وإليكتروناتها .

ويجب أن ترتبط أيونات الهيدروجين والإليكترونات فى مركب مختزل . ومن المركبات الهامة جدا فى عملية الأكسدة المركب NAD المختزل (نيكوتين أدينين

ثنائى النيوكليتيدة) ، أى $NADH_2$. وعند أكسدة $NADH_2$ ، تنطلق الطاقة وتعجل من تفاعل يحتاج طاقة :

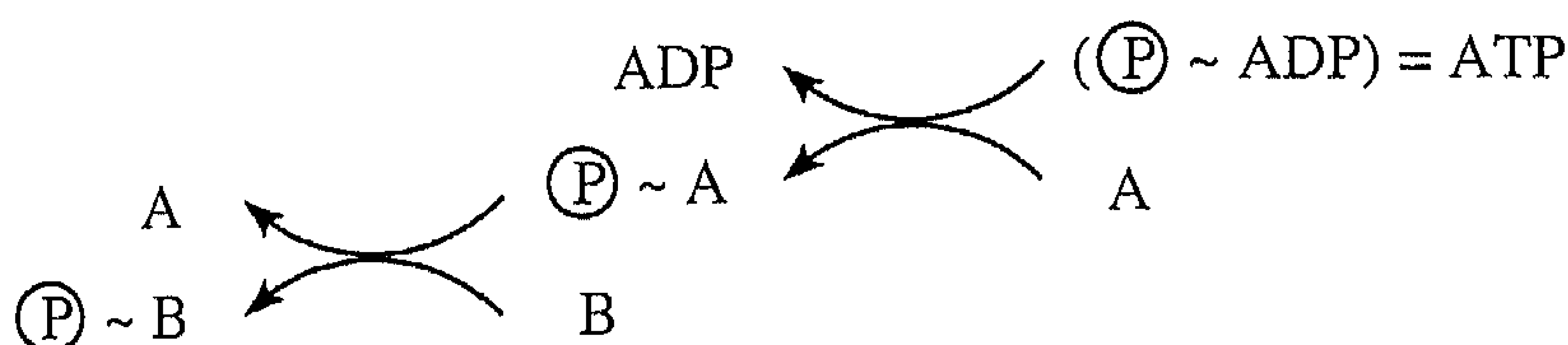


$$NAD \longleftarrow NADH_2$$
$$AH_2 \longleftarrow A$$

ومثل هذا المزدوج التفاعلى يعتبر قنطرة فعالة لنقل الطاقة من تنفس إلى تفاعلات تحتاج إلى الطاقة داخل الخلية .

وبصورة آخرى ، لا يقود $NADH_2$ تفاعلا تخليقيا مباشرة ولكنه يبدأ تتابعا من تفاعلات أكسدة - إختزال خلال نظام السيتوكروم (ويسمى أيضا السلسلة التنفسية) . وأول مستقبل الهيدروجين والإليكترونات فى نظام السيتوكروم هو الفلاڤين ، مرافق إنزيمى أصفر . والمستقبل التالى للهيدروجين والأليكترونات هى السيتوكرومات ، إنزيمات ذات مجموعة بروسيتيك الهيم ، وآخر مستقبل هو الأكسيجين . وبعض التفاعلات مطلقة الطاقة فى هذا التتابع يجعل من الممكن أن تتحد وحدة الطاقة ADP (أدينوزين ثنائى الفوسفات) مع فوسفات غير عضوى لتكون ATP (أدينوزين ثلاثى الفوسفات) . ويتميز ATP بروابط طاقة عالية جدا تربط مجموعتين فوسفات إلى بقية الجزئ . وتمثل هذه الروابط مخزنا للطاقة ، والتى يمكن إستخدامها فى تفاعل يحتاج طاقة . وبذلك يعتبر ATP كطاقة سائلة فى الخلية ، مشابها كثيرا المال السائل فى مجتمعنا . إذن تخزن الطاقة الناتجة من التنفس داخل جزئ ATP : المحتمل أنه يتجول داخل الخلية وينفق هذه الطاقة لتفاعل يحتاج إليها . وعندما تنطلق الطاقة من جزئ ATP ، فإن جزئ TP يدخل فى تفاعل محررا للطاقة التى تفصل مجموعة الفوسفات غير العضوى عالي

الطاقة ، تاركا خلفه جزئ ADP . وينتقل الفوسفات عالى الطاقة حينئذ إلى مركب جديد فى تفاعل يحتاج طاقة معطيا إياه بذلك طاقة جديدة تدخل فى تفاعلات أخرى . ويمكن تلخيص التفاعلات كما يلى :



المستقبل النهائى للهيدروجين : The Final Hydrogen Acceptor

إن المادة الأخيرة المختزلة بواسطة أيون الهيدروجين والتى توجد فى نهاية تتابع الأكسدة – الإختزال هى المستقبل النهائى للهيدروجين . ويحتمل أن يكون المستقبل النهائى للهيدروجين أكسجين جزيئى حيث يختزل إلى ماء . وإذا كان الأكسجين الجزيئى مطلوبا كمستقبل نهائى للهيدروجين ، يجب أن يتم التنفس الخلوى فى وجود الأكسيجين ويسمى تنفسا هوائيا aerobic respiration . وإذا كانت جزيئات أخرى هى المستقبل النهائى للهيدروجين وليست هناك حاجة للأكسيجين ، لحدث التنفس اللاهوائى anaerobic respiration (التخمر fermentation) . ويلاحظ أن التنفس اللاهوائى يمكن أن يحدث سواء فى وجود أو غياب الأكسيجين .

التنفس - العملية : Respiration - The Process

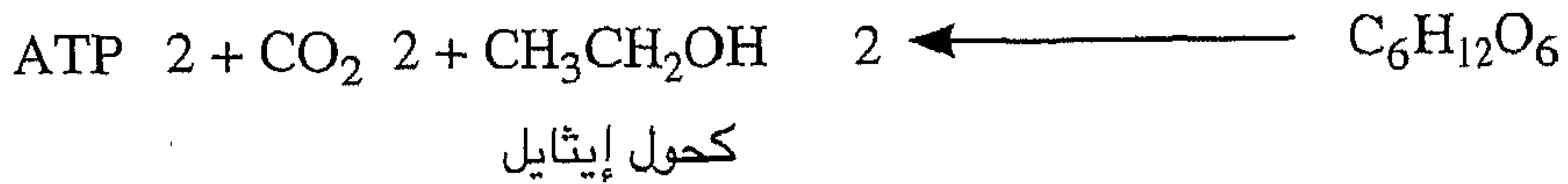
إن أكثر أشكال التنفس الخلوى حدوثا هو الأكسدة الهوائية للجلوكوز ، الذى يمكن عرضه فى التفاعل المبسط جدا التالى :



$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 38\,ATP$$

وتمثل هذه المعادلة مرحلتين كبيرتين : (١) الجليوكوليسيز glycolysis ، أو تحويل الجلوكوز إلى حمض البيروفيك ، (٢) دورة حمض الستريك (دورة CA) حيث تتم أكسدة حمض البيروفيك إلى ثانى أكسيد الكربون والماء ، مستخدمة الأكسيجين كمستقبل نهائى للهيدروجين .

وإذا كانت كمية كبيرة من الأكسيجين ناقصة ، أو إذا كان التنفس اللاهوائى أكثر ملائمة ، لتغيرت الخطة السابقة . يحدث الجليكوليسيز ، ولكن تلعب مركبات وسطية من دورة الجليكوليسيز دور المستقبل النهائى للهيدروجين وتختزل هذه إلى ناتجات نهائية أخرى . ومن أحد النماذج العامة لتفاعل التنفس اللاهوائى هو :



$$C_6H_{12}O_6 \longrightarrow 2\,CH_3CH_2OH + 2\,CO_2 + 2\,ATP$$

كحول إيثايل

لاحظ أن الطاقة الناتجة من التخمر تكون أقل من تلك الناتجة من التنفس الهوائى لأن المنتج النهائى يكون غير كامل التأكسد ، أى لا يزال يخزن طاقة .

وتقسم مناقشة التنفس إلى (١) الجليكوليسيز ، (٢) ناتجات التخمر النهائية ، (٣) دورة حمض الستريك (CA) .

الجليكوليسيز Glycolysis : الجليكوليسيز هو تحول الجلوكوز إلى حمض البيروفيك بأى مسار كيميائى حيوى . ومن المسارات الجليكوليزية الرئيسية المعروفة مسار إمدن - مايرهوف (EM) ، مسارالهكسوز أحادى الفوسفات

(HMP) ، اللذان يحدثان فى الحيوانات ، النباتات ، البكتريا ، والفطريات . ومسار (EM) هو شائع بصفة خاصة . وهناك مسار جليكوليزى ثالث هو مسار إنتنر – دودوروف (ED) ، وهو معروف أساسا من دراسات الكيمياء الحيوية على البكتريا . وتفاصيل هذه المسارات توجد فى أشكال ٢١ ، ٢٢ ، ٢٣ ، ٢٤ .

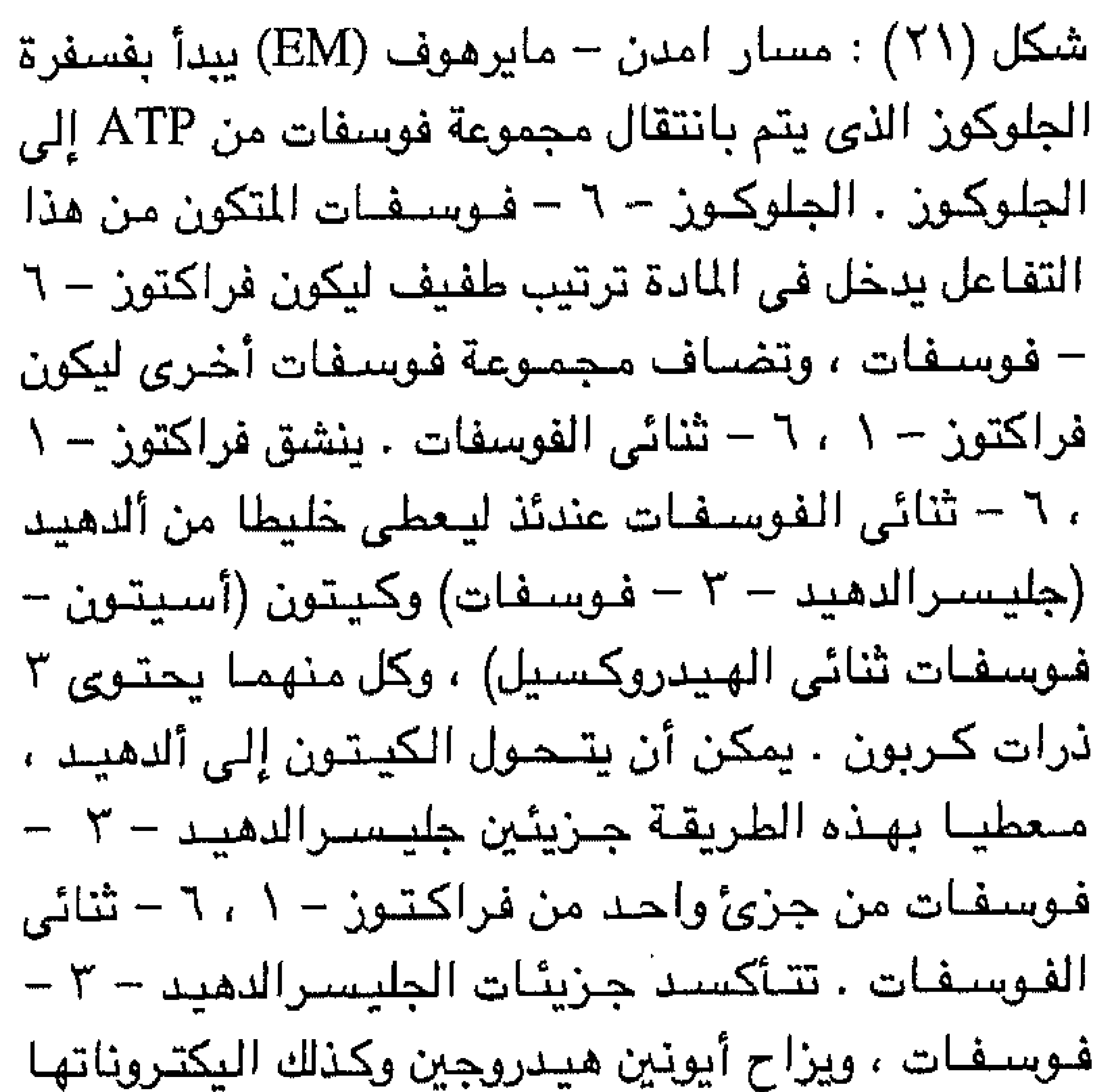
مسارإمدن - مايرهوف Emden - Meyerhof Pathway : يعتبر مسار EM هو المسار الجليكوليزى الرئيسى فى الفطريات ، وكذلك فى معظم الكائنات الأخرى ، وهو عادة يحدث فى ٥٠ ٪ على الأقل من هدم الجلوكوز فى بعض الفطريات . ويحتمل أن يتم هدم بعض الجلوكوز عن طريق مسار متوافق آخر . وفى قليل من الفطريات ، يحتمل أن يكون المسار EM ثانوى فى الأهمية لأى من المسارين HMP أو ED (Blumenthal, 1965) أو لايوجد مطلقا كما فى الفطر *Cldaiomyces fumago* (Ramachandran and Gottlib , 1963) . ومسار EM ينتج كمية بسيطة فقط من ATP ولكنه هام جدا لأنه ينتج معظم حمض البيروفيك الذى يدخل فى دورة حمض الستريك ويستطيع الإمداد بكميات كبيرة من ATP .

ويمكن لكل من مسارى EM , HMP العمل تحت إما الظروف الهوائية أو الظروف اللاهوائية ، ولكن مسار HMP يصبح أقل نشاطا فى غياب الأكسيجين الحر . وتحت الظروف اللاهوائية ، يصبح مسار EM متزايد الأهمية ويرجع ذلك إلى ضعف مسار HMP ويمكن أن يزداد بصورة كافية لهدم جميع جزيئات الجلوكوز (Blumenthal, 1965) . وكما أشرنا فى الفصل السابق ، تستطيع بعض الفطريات أن تنمو تحت ظروف لاهوائية . وفطريات عديدة أخرى والتى تحتاج ظروفا هوائية لنموها تستطيع الإستمرار فى التحول الغذائى تحت الظروف اللاهوائية ، رغم إحتمال أنها تكون غير قادرة على النمو أكثر . ذلك لأن مسار HMP يكون ضعيفا عند مستويات الأوكسيجين المنخفضة ، ويحتمل أن

يكون مسار EM هو المسئول الرئيسى لتوفير إحتياجات طاقة الفطر فى هذه الظروف .

ومعظم الإنزيمات المطلوبة لمسار EM تعمل أيضا فى المسارين HMP , ED . وإنزيم واحد ، هو فوسفوفراكتوكينيز ، يعتبر الوحيد من نوعه مطلوبا لمسار EM . وإنزيم فوسفوفراكتوكينيز ، مثل بعض الإنزيمات التنفسية الأخرى ، يحتاج إلى الزنك لتخليقه . ولذلك فإن نقص الزنك يضعف من وظيفة مسار EM بينما يناسب مسار HMP (Blumenthal, 1965) .

مسار الهكسوز أحادى الفوسفات Hexose Monophosphate Pathway . إن الإنزيمات المطلوبة لإنجاز دورة HMP واسعة الإنتشار فى الفطريات ويحتمل أن تكون عامة . ووجود الإنزيمات ، على أى حال ، ليس إثباتا على أن مسار HMP يحدث . وتحدث دورة HMP فى عدد من الفطريات ، وعادة تنتج أقل من ٤٠ ٪ من الجلوكوز المهدوم ؛ وتحت الظروف اللاهوائية ، يتم هدم أقل من الجلوكوز المذكور عن طريق هذه الدورة . وتتضمن الأمثلة الخميرة *Candida utilis* ، التى تهدم ٤١ ٪ من الجلوكوز عن طريق مسار HMP تحت الظروف الهوائية ولكن ٤٪ فقط تحت الظروف اللاهوائية (Blumenthl , 1965) . والمستوى المنخفض نسبيا لتفاعلات HMP ربما يرجع بصورة عامة إلى الكميات المحدودة من NADP . وعلى أى حال فإن مسار HMP يحتمل أن يكون القاعدة الرئيسية للجليكوليسيز فى بعض الفطريات . فالخميرة *Rodotorula gracilis* تقوم بأيض ٦٠ ٪ إلى ٨٠٪ من جلوكوزها خلال دورة HMP وهى أيضا غير قادرة على الأيض تحت الظروف اللاهوائية (Suomalainen and Oura, 1971) .

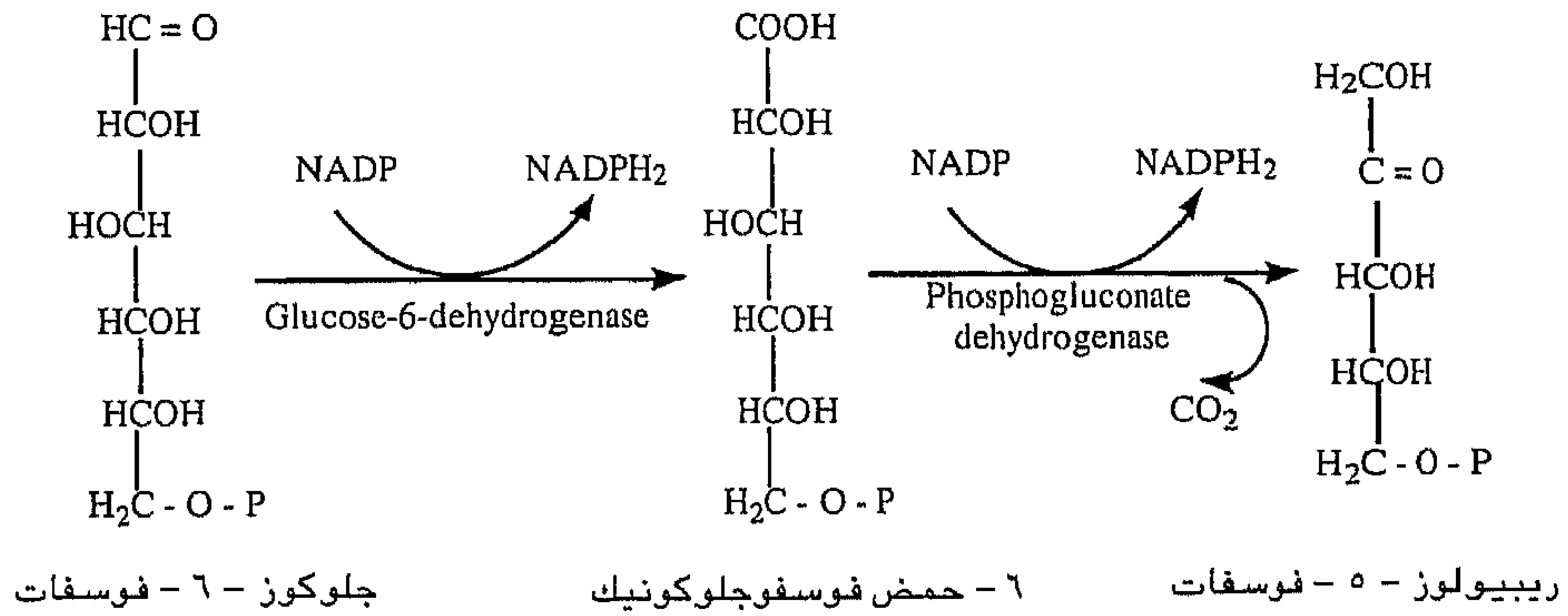


شكل (٢١) : مسار امدن – مايرهوف (EM) يبدأ بفسفرة الجلوكوز الذى يتم بانتقال مجموعة فوسفات من ATP إلى الجلوكوز . الجلوكوز – ٦ – فوسفات المتكون من هذا التفاعل يدخل فى المادة ترتيب طفيف ليكون فراكتوز – ٦ – فوسفات ، وتضاف مجموعة فوسفات أخرى ليكون فراكتوز – ١ ، ٦ – ثنائى الفوسفات . ينشق فراكتوز – ١ ، ٦ – ثنائى الفوسفات عندئذ ليعطى خليطا من ألدهيد (جليسرالدهيد – ٣ – فوسفات) وكيتون (أسيتون – فوسفات ثنائى الهيدروكسيل) ، وكل منهما يحتوى ٣ ذرات كربون . يمكن أن يتحول الكيتون إلى ألدهيد ، معطيا بهذه الطريقة جزيئين جليسرالدهيد – ٣ – فوسفات من جزئ واحد من فراكتوز – ١ ، ٦ – ثنائى الفوسفات . تتأكسد جزيئات الجليسرالدهيد – ٣ – فوسفات ، ويزاح أيونين هيدروجين وكذلك اليكتروناتها

بواسطة NAD ، الذى يختزل إلى $NADH_2$. ويكون هذا التفاعل مصحوبا باضافة مجموعة فوسفات ثانية من حمض الفوسفوريك (H_3PO_4) . ويكون المركب الناتج هو حمض الجليسيرك ١ ، ٣ - ثنائى الفوسفات . تفقد مجموعة غنية الطاقة من حمض الجليسريك ١ ، ٣ - ثنائى الفوسفات ويتكون جزئ من كل من ATP ، حمض ٣- فوسفوجليسيريك - . يتحول حمض ٣ - الفوسفوجليسيريك إلى حمض ٢- الفوسفوجليسيريك ، وينزع منه الماء عندئذ ليكون حمض فوسفواينول بيروفيك . تنتقل مجموعة الفوسفات الخاصة بحمض فوسفواينولبيروڤيك بعد ذلك إلى جزئ ADP لتكون ATP وجزئ من حمض البيروڤيك ، وهو الناتج النهائى لهذا التتابع . وكل من الخطوات عالية يحكمها إنزيم متخصص . ومعادلة التفاعل المضبوطة هى :



١ جلووكز +٢ ADP + ٢ NAD + ٢ H_3PO_4 ← ٢حمض بيروڤيك + ٢ ATP + ٢ $NADH_2$ + H_2O



شكل (٢٢) :الوضع الأول لتفاعلات مسار HMP ، التأكسدى . ومثل مسار EM ، يبدأ مسار HMP بالجلوكوز وفسفرة الجلوكوز لتكوين جلوكوز - ٦ - فوسفات . عادة يتأكسد جلوكوز - ٦ - فوسفات إلى حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك عن طريق إزاحة الاليكترونات التى يستقبلها NADP (نيكوتين أميد أدينين فوسفات ثنائى النيوكليتيدة) . يتأكسد حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك بواسطة جزئ ثان من NADP ، وتزاح ذرة الكربون الأولى (فى الوضع ١ - ٢) كثانى أكسيد كربون ، تاركة مركبا وسطيا من ٥ ذرات كربون ، هو ريبيولوز - ٥- فوسفات . يكمل تتابع التفاعلات عالية بالصورة التأكسدية حيث يتولد $NADPH_2$ ويصبح متاحا كمعطى للهيدروجين . والصورة الثانية لمسار HMP تكون غير تأكسدية ، متكونة من سلاسل معقدة من إعادة الترتيبات تعرض فى شكل ٢٣ .

وليس مسار HMP ببساطة هو قاعدة بديلة لحمض البيروڤيك ولكنه يكمل أدوارا حقيقية هامة فى الخلية . فمسار HMP هو منبع التخليق الحيوى للسكريات الخماسية (البنتوزات) ، المطلوبة لتخليق الأحماض النووية . وعلى

عكس $NADH_2$ ، الذى يتولد من مسار EM ، فإن $NADPH_2$ ، المتكون من مسار HMP لا يولد ATP خلال نظام السيتوكروم . ولهذا السبب يحدث إنطلاق الطاقة خلال الجليكوليسيز الهوائى من دورة EM فقط . والدور الأساسى لجزيئات $NADPH_2$ تتمثل فى وظيفتها كمعطيات للهيدروجين ، مما يتيح إختزال مركبات أخرى . وتشمل هذه التفاعلات تخليق الأحماض الدهنية ، الجليكوجين ، وحمض الجلوتاميك . وبالنظر إلى دور $NADPH_2$ فى التخليق ، لا يكون من المدهش أن كمية الجلوكوز . المهدومة بواسطة مسار HMP ترتبط بأطوار النمو . فبعض الإنزيمات الخاصة بمسار HMP(وأيضا بدورة حمض الستريك) لا توجد فى جراثيم فطر التفحم *Ustilago maydis* حتى ١٢ ساعة بعد إنباتها (Gottlieb and Caltrider, 1963) . ونموذجيا تكون دورة HMP أكثر نشاطا فى الخلايا النامية عنها فى الخلايا فى طور الراحة . فعلى سبيل المثال ، تهدم خلايا الفطر *Candida utilis* ٤٠ ٪ من الجلوكوز عن طريق دورة HMP ، وتزداد هذه القيمة إلى ٥٠ ٪ فى الخلايا نشطة النمو . وقد لوحظت زيادة مماثلة للفطرين الأسكيين القارورين *Claviceps pururea* , *Neurospora crassa* (Blumenthal, 1965) .

وكما فى مسار EM ، ينتج مسار HMP جليسرالدهيد - ٣ - فوسفات ، فراكتوز - ٦ - فوسفات . وأى من هذين المركبين الوسطيين الشائعين فى كل من المسارين يمكن أن يغير إتجاهه ليدخل فى مسار أو آخر ، بصرف النظر عن المسار الذى انتجهما أصلا .

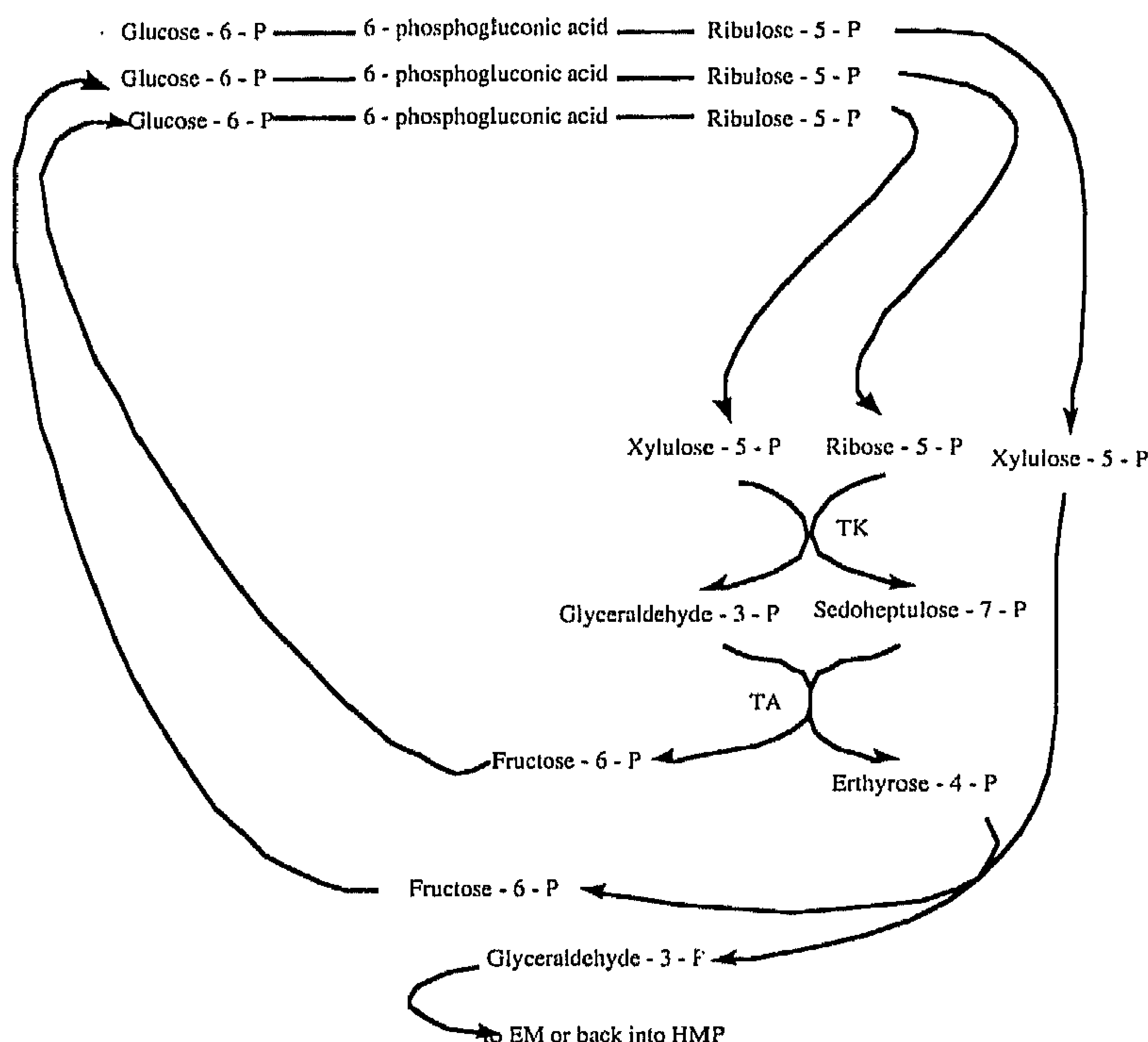
مسار إنتنر - دودورف فى الفطريات : Entner-Doudoroff pathway in fungi

يعتبر مسار ED بالمقارنة نادرا فى الطبيعة وقد لوحظ فقط فى بعض البكتريا السالبة لصبغة جرام وفى فطريات قليلة . وتقرر مسار ED معدل ليكون المسار

الرئيسى للجليكوليسيز فى الفطر *Caldariomyces fumago* ، حيث يكون مسار HMP أقل أهمية . وفى الفطر *C. fumago* ، فإن المسار الطبيعى من الجلوكوز إلي حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك خلال مركبات وسطية فوسفورية (جلوكوز - ٦ - فوسفات) لايكون متبعا ، ولكن مسارا آخر يحدث من الجلوكوز إلى حمض ٢ - كيتوجلوكونيك ثم إلى حمض ٦ - فوسفوجلوكونيك (Ramchandran and Gottlieb, 1963) . والمسار الجليكوليزى الوحيد فى جراثيم فطر التفحم *Tilletia caries* هو مسار ED ، رغم أنه يستبدل بمسارى HMP ، EM فى الميسليوم (Newburgh and Cheldlin, 1958) .

ومن هذه التقارير المحدودة عن دورة ED فى الفطريات ، يتضح أن هذا المسار قليل الأهمية للفطريات بصفة عامة ، سواءفى وجوده أو فى كمية الجلوكوز المهدومة عن طريق هذه القاعدة ، وحتى Cochrane (1976) يسأل ما إذا كانت دورة ED تحدث فى الفطريات أم لا ، حيث أنه يتمسك بأن معظم العلامات الواضحة مطلوبة .

التخمر Fermentation : إن حمض البيروفيك ، أحد المركبات الوسطية للجليكوليسيز أو المنتج النهائى لهذه الدورة ، يمكن أن يخدم كمستقبل نهائى للهيدروجين . وتسمى هذه العملية الإختزالية اللاهوائية بالتخمر وتصل ذروتها بإنتاج مركبات مثل كحول الإثيايل ، الجليسرول ، وحمض اللاكتيك . ويمكن أن يحدث التخمر تحت الظروف الهوائية ، حيث تتم أكسدة حمض البيروفيك عن طريق دورة حمض الستريك الهوائية ، ولكنه دائما تلائمه الظروف اللاهوائية حيث لا تحدث منافسة مع دورة حمض الستريك الهوائية على حمض البيروفيك (ومن المهم إعادة التذكير بأن كل الفطريات تقريبا كائنات هوائية ولا تستطيع النمو



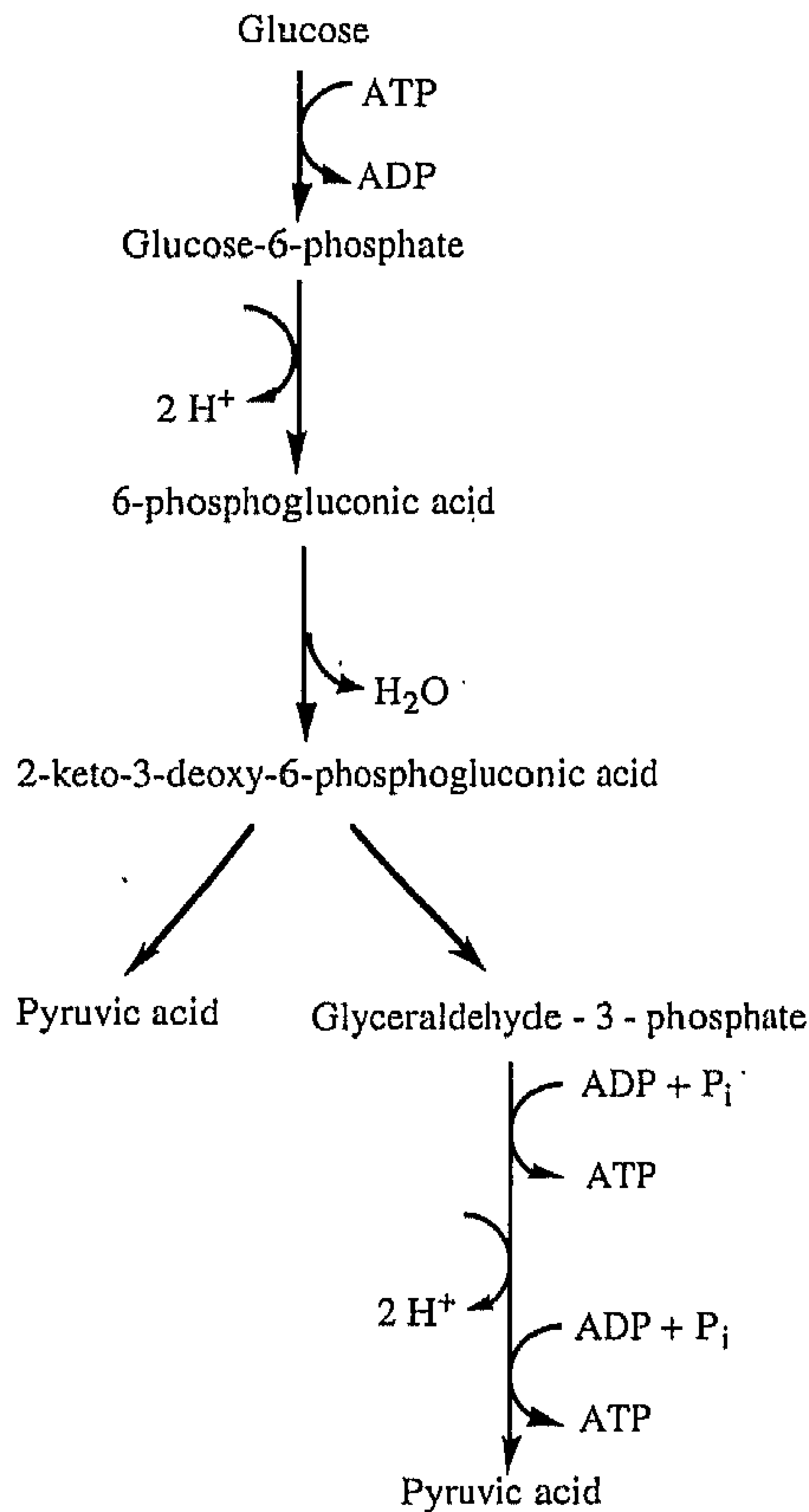
شكل (٢٣) : مسار HMP . تحولات جلوكوز – ٦ – فوسفات إلى ريبيولوز – ٥ – فوسفات تكون تأكسدية (أنظر النص) . تبدأ المرحلة اللاتأكسدية بالتحول الانزيمى للريبيولوز – ٥ – فوسفات إلى ريبوز – ٥ – فوسفات وزيلوز – ٥ – فوسفات . ينقل إنزيم ترانسكيتوليز مجموعة جليكوألدهيد نشطة (CH2OH - C -) من زيلوز – ٥ – فوسفات إلى ريبوز – ٥ – فوسفات ، منتجا بهذه الطريقة مركبا وسطيا من ٧ ذرات كربون (سيدوهبتيولوز – ٧ – فوسفات) ومركب من ٣ ذرات كربون (جليسرالدهيد – ٣ – فوسفات) . وفى تفاعل مماثل ، يفصل انزيم ترانس ألدوليز مجموعة أسيتون ثنائى الهيدروكسى (H2COH - CO - H2COP) من سيدوهبتيولوز – ٧ – فوسفات (تاركا خلفه سكرا سداسيا ، اريثروز – ٤– فوسفات) وينقلها إلى الجليسرالدهيد – ٣ – فوسفات ، منتجا جزيئا من فراكتوز – ٦ – فوسفات (سكر سداسى) . وتفاعل ثانى للترانسكيتوليز يحول زيلوز – ٥ – فوسفات إلى جليسرالدهيد – ٣ – فوسفات واريثروز – ٤ – فوسفات إلى فراكتوز – ٦ – فوسفات . وجزيئات فراكتوز – ٦ – فوسفات يمكنها أن تتحول مباشرة إلى جلوكوز – ٦ – فوسفات وتدخل الدورة ثانية ، فى حين جليسرالدهيد – ٣ – فوسفات يمكن أن يغير اتجاهه إلى مسار EM أو يدخل جزيئين من جليسرالدهيد – ٣ – فوسفات فى تفاعل ترانس ألدوليز ليعطيا جزيئا آخرا من فراكتوز – ٦ – فوسفات . والتفاعل الكلى يكون :



٣ – جلوكوز – ٦ فوسفات + 3 NADP ⟵ ٣ CO_2 + ٣ $NADPH_2$ + ٣ جليسرالدهيد – ٣ فوسفات

تحت الظروف اللاهوائية رغم أن الخلايا التى سبق تكوينها تستطيع البقاء فى غياب الهواء) .

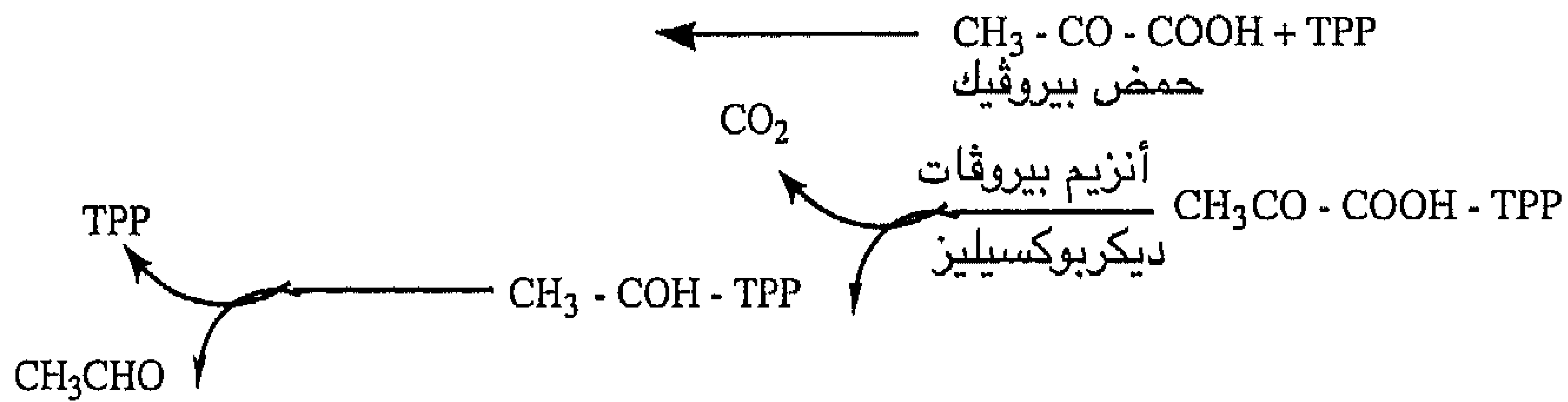
وقد اعتقد طويلا أن مسار EM هو المسار الوحيد الذى يتوافق مع نواتج التخمر ، ولكن حمض البيروڤيك الذى يختزل فى التخمر ، يمكن أيضا أن يشتق من مسارى HMP أ و ED . ومسار EM هو المسار الجليكوليزى الكبير لمعظم الفطريات ولهذا السبب يعتبر مصدر الكميات الكبيرة لنواتج التخمر المتكونة نهائيا .



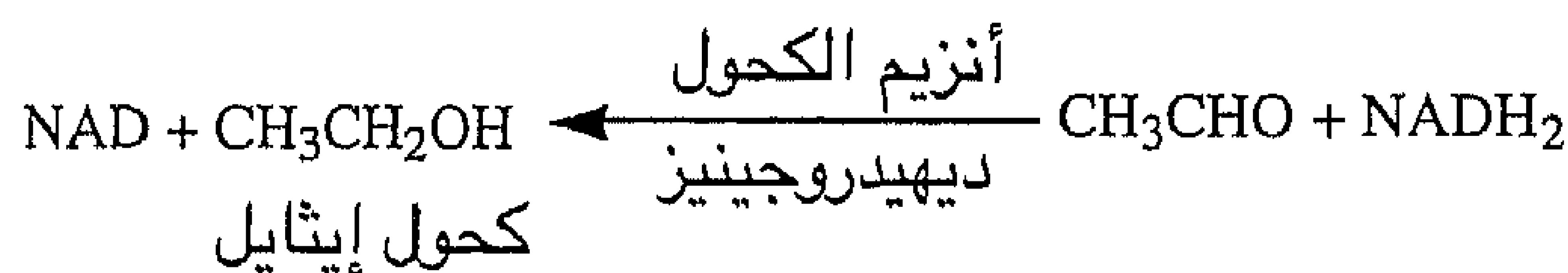
شكل (٢٤) : مسار أنتنز – دودوروف . مثل مسار HMP ، يبدأ مسار ED بفسفرة الجلوكوز إلى جلوكوز – ٦ – فوسفات وأكسدته إلى حمض ٦ – فوسفوجلوكونيك . يتم نزع الماء من حمض ٦ – فوسفوجلوكونيك ليعطى مركبا وسطيا (حمض – ٢ – كيتو – ٣ – ديوكسى – ٦ – فوسفوجلوكونيك) الذى يتجزأ إلى حمض البيروڤيك وجلسيرالدهيد – ٣ – فوسفات . ويمكن أن يتحول جليسرالدهيد – ٣ – فوسفات إلي حمض بيروڤيك إضافى ، يرتبط هذا التحول بتكوين جزيئين ATP من جزيئين ADP ومجموعات فوسفات غير عضوى . وتوجد حصيلة لجزئ ATP واحد لكل جزئ جلوكوز يهدم (جزئ ATP واحد استخدم فى فسفرة الجلوكوز) .

التخمر إلى كحولات Fermentation to Alcohols : يعتبر كحول الايثايل أكثر المنتجات التخمرية تجاريا . وقد سهل فهم التخمر إلى كحول أصلا فى خميرة *Saccharomyces cervisiae* ، ولا يزال هذا الكائن هو أهم مصدر للكحول الصناعى (أنظر الفصل الثامن) . وتنتج فطريات عديدة كحول الايثايل ، متضمنة الفطرين الزيجيين *Mucor* , *Rhizopus* ؛ الفطرين الأسكيين *Ashbya gossypii* ، *Neurospora crassa* ؛ والفطريات الديترية *Penicillium* ، *Fusarium* ، *Aspergillus*، وغيرها (Cochrane, 1958) .

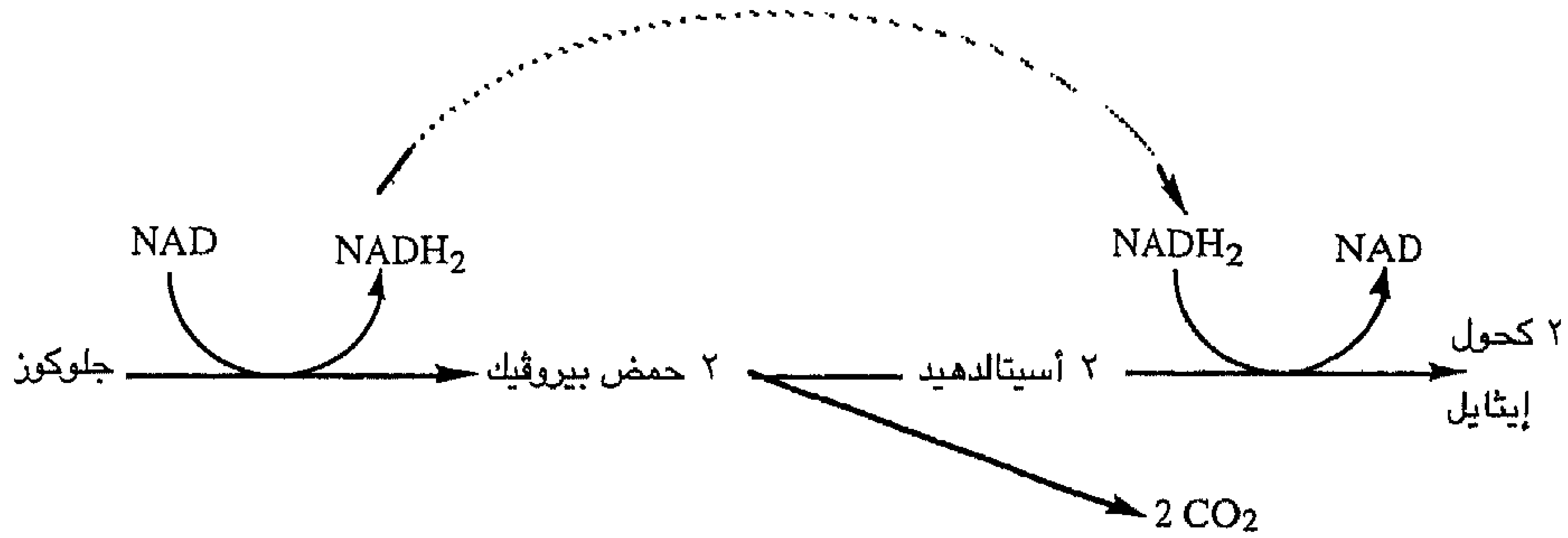
ويبدأ تكوين كحول الايثايل (شكل ٢٥) بإتحاد حمض البيروفيك مع مرافق إنزيمى ، ثيامين ثنائى الفوسفات (TPP) ، لتكوين معقد بيروفات نشط على سطح إنزيم بيروفات ديكربوكسيليز . تنزع مجموعة الكربوكسيل من هذا المعقد لتنتج معقد أستيالدهيد نشط ، الذى يتكسر ليعطى أسيتالدهيد ، TPP (Holzer and Beaucamp, 1961) . ويمكن تلخيص التفاعلات طبقا لـ (Wilknson and Rose, 1963) .



يختزل الأستيالدهيد إلى كحول إيثايل ، بإستقباله أيونات هيدروجين من $NADH_2$ بواسطة إنزيم الكحول ديهيدروجينيز :



وإذا كان مسار EM مستخدما للإمداد بحمض البيروفيك ، فإن $NADH_2$ المطلوب عاليا يمكن توفره من هذا المسار . ويعطى ملخص عام لهذا التفاعلات في شكل ٢٥ .



شكل (٢٥) : التخمر إلى كحول الايثايل .

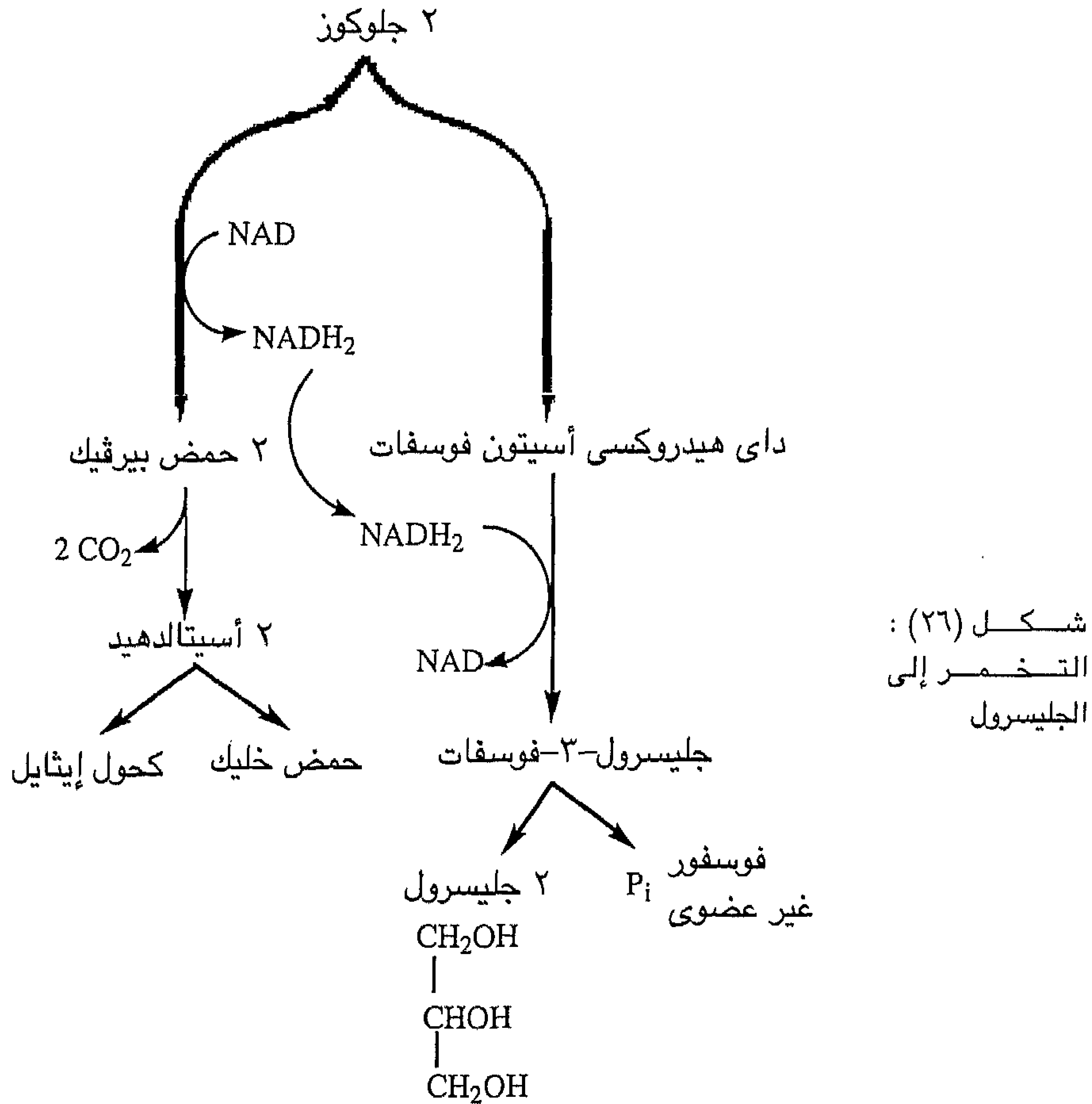
التخمر إلى الجليسرول والكحولات عديدة الهيدريك الأخرى

Fermentation to Glycerol and Other Polyhydric Alcohols

تحت الظروف القلوية ، تنتج الخميرة *Saccharomycec cervisiae* الجليسرول . يختزل جزء من فوسفات أسيتون ثنائى الهيدروكسى الناتج فى مسار EM بواسطة $NADH_2$ إلى جليسرول - ٣ - فوسفات ، الذى ينزع منه الفوسفات فيعطى الجليسرول . وينتج عن هذا الإختزال نقص فى $NADH_2$ المتاح لاختزال الأسيتالدهيد . وبالإضافة إلى تجمعه ، يدخل الأسيتالدهيد فى التحول إلى خليط من كحول الايثايل وحمض الخليك (شكل ٢٦) .

وهناك عدد من الخمائر القادرة على النمو فى وجود تركيزات عالية من المواد

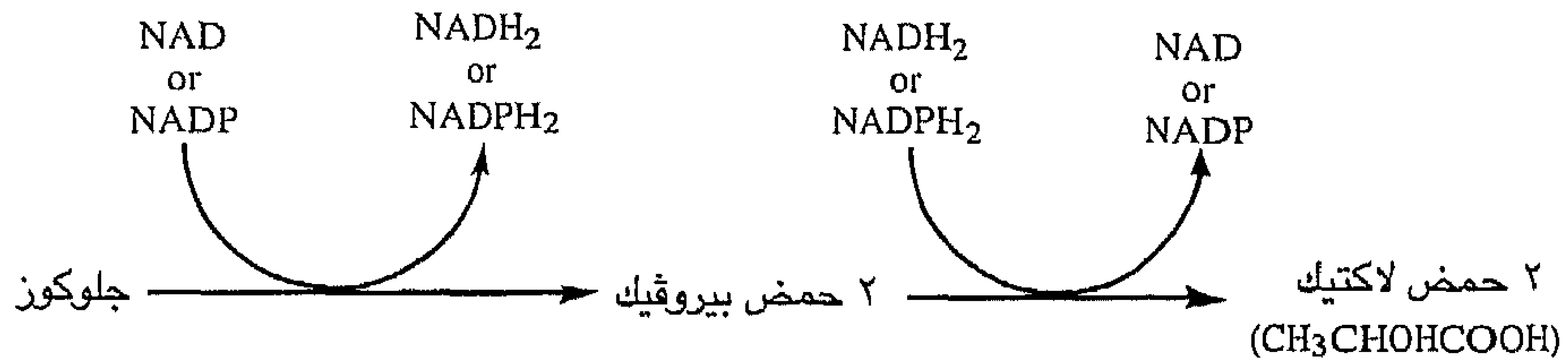
الكربوهيدراتية تقوم بتحولات مماثلة فى غياب الظروف القلوية . وتكون هذه الخمائر كحولات عديدة الهيدريك مثل أرابيتول ، إريثريتول ، ومانيتول .



شكل (٢٦) : التخمر إلى الجليسرول

التخمر إلى حمض اللاكتيك Fernentation to lactic acid . تتحدد الفطريات التى تنتج حمض اللاكتيك فى أفراد قسم الفطريات ذوات الأذناب وفى شكل – تحت قسم الفطريات الديتيرية «الناقصة» (Cochran, 1958) .

يحتمل أن يكون حمض اللاكيتك هو الناتج التخمرى الفردى أو يحتمل أن يظهر مع مركبات أخرى مثل كحول الإيثايل ، الأسيتالدهيد ، أو حمض السكسنيك . وإذا كان حمض اللاكيتك هو الناتج الفردى النهائى ، فإن إنتاجه يكون مماثلا لإنتاج كحول الايثايل . يختزل حمض البيروفيك بواسطة $NADH_2$ أو $NADPH_2$ ويتم ذلك بمساعدة إنزيم لاكيتك ديهيدروجينيز (شكل ٢٧) .

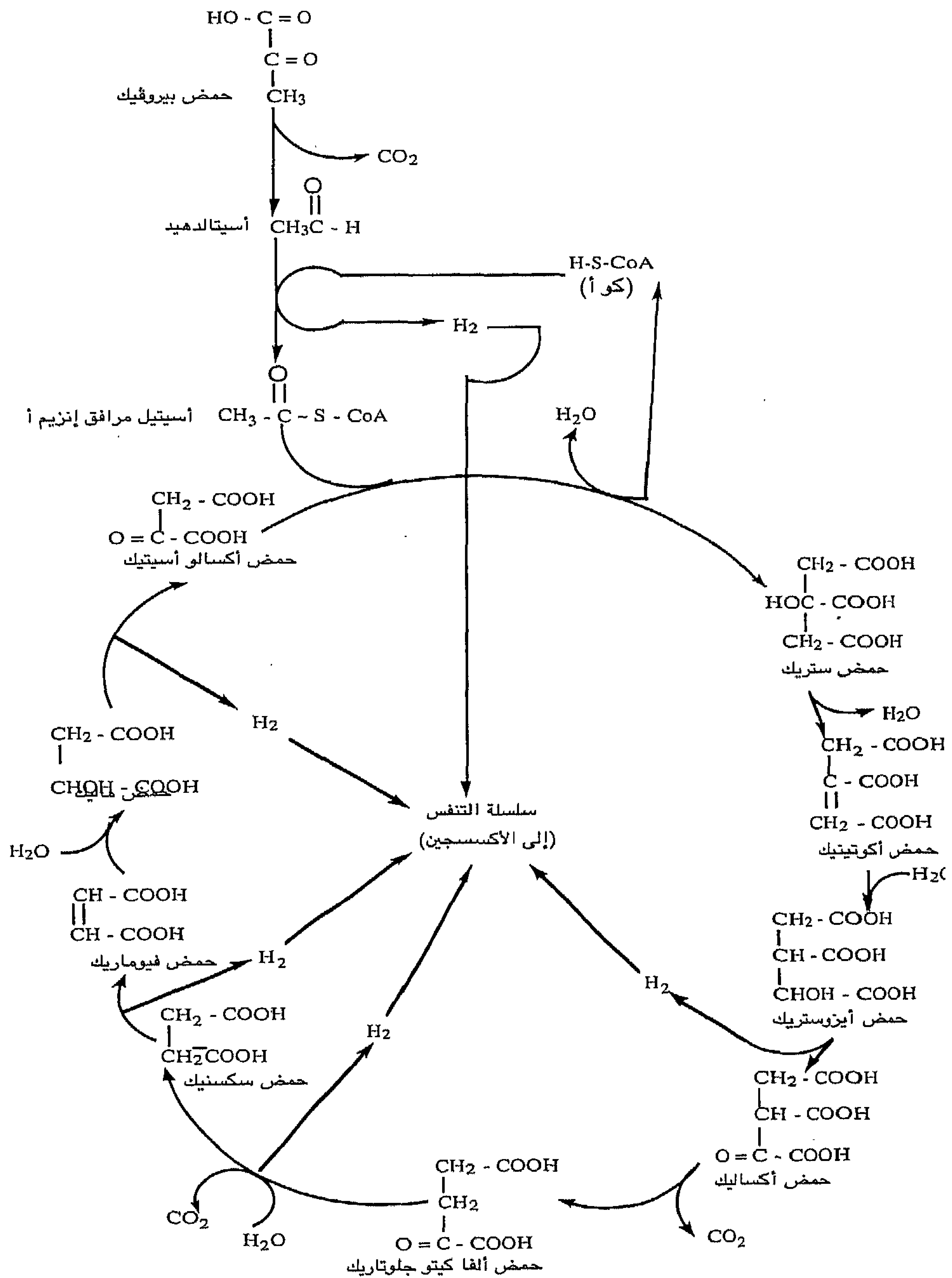


شكل (٢٧) : التخمر إلى حمض اللاكتيك عندما يكون حمض اللاكتيك هو المنتج النهائى الوحيد .

دورة حمض الستريك The citric Acid (CA) Cycle : دورة حمض الستريك هى مسار هوائى ينتج عنها أكسدة كاملة لحمض البيروفيك إلى ثانى أكسيد الكربون والماء . وتعطى تفاصيل هذا المسار فى شكل (٢٨) . لقد عرف لعديد من السنوات أن دورة حمض الستريك تحدث فى الأنسجة النباتية والحيوانية ، ولكن التقنيات التى قدرت دورة حمض الستريك بنجاح فى النباتات والحيوانات فشلت فى الاشارة إلى وجودها فى الفطريات . وبهذا اعتقد أن دورة حمض الستريك غير موجودة فى الفطريات ، أو على الأقل نادرة الحدوث . وبعد محاولة قيمة تضمنت تقنية تكرير النواتج وبعد تطور التقنيات (خاصة استخدام النظائر المشعة) ، وجد أن إنزيمات دورة حمض الستريك والدورة ذاتها واسعة الانتشار بين الفطريات وأنها تحدث فى أمثلة كل مجموعة رئيسية . ولم يثبت حدوث دورة

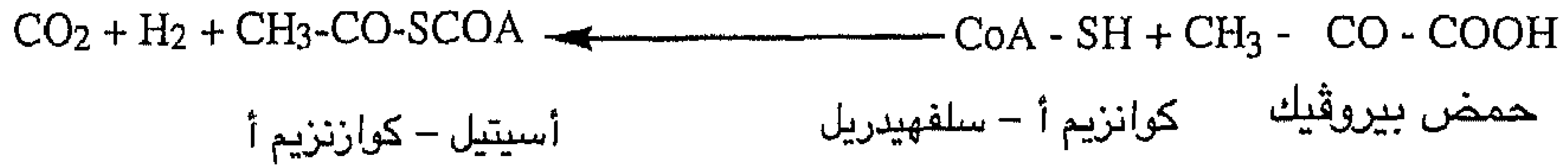
حمض الستريك فى عديد من الفطريات المدروسة ، ولكن يحتمل أن ذلك يرجع إلى أن التقنيات غير ملائمة وليس لغياب الدورة (Niederpruem, 1965) . وتظل الامكانية – على أى حال – أن دورة حمض الستريك لاتحدث فى كل الفطريات .

يحدث نزع مجموعة كربوكسيل من حمض البيروفيك ليترك استيالدهيد نشط من ذرتين كربون ، الذى يتحد مع كوانزيم أ ليكون استيل – كوانزيم أ . وأثناء تكوين أسيتيل – كوانزيم أ ، ينتقل أيونين هيدروجين والكترونين أولا إلى NAD ثم إلى نظام السيتوكروم بعد ذلك (سلسلة التنفس إلى الأكسيجين) . والجزء الخلىّ (وحدتين كربون) من أسيتيل كوانزيم أ يرتبط عندئذ مع أكسالات حمض الخليك (حمض من ٤ ذرات كربون) ليكون حمض الستريك (حمض من ٦ ذرات كربون) ، المركب الأول فى دورة حمض الستريك . ينزع منه مجموعة كربوكسيل ليكون حمض ألفاكيتوجلوتاريك . ينزع جزئ من ثانى أكسيد الكربون وأيونين هيدروجين واليكترونين من حمض ألفاكيتوجلوتاريك . يستقبل أيون الهيدروجين والاليكترونين بواسطة NAD . يدخل جزئ ماء عند هذه المرحلة ، ويتكون الهيدروجين والاليكترونين بواسطة NAD . يدخل جزئ ماء عند هذه المرحلة ، ويتكون حمض السكسينك مع توافق توليد جزئ ATP . يتأكسد حمض السكسنيك إلى حمض الفيوماريك بفقد أيونين هيدروجين واليكترونين إضافيين . والفلاقين هو معامل التأكسد فى هذا التفاعل الأخير . يتحد حمض الفيوماريك مع جزئ ماء ليكون حمض الماليك . يتأكسد حمض الماليك عندئذ ، معطيا أيونين هيدروجين واليكترونين إلى NAD ومكونا حمض أكسالوأسيتك . يكون حمض أكسالوأسيتك هذا جاهزا للارتباط مع مجموعة أسيتات (خلات) نشطة أخرى ويبدأ الدورة ثانية .



شكل (٢٨) : تحول حمض البيروفيك إلى اسيتيل – كوإنزيم أ ودورة حمض الستريك .

إذا لم تفقد أحد المركبات الوسطية من دورة حمض الخليك ، فيمكن تلخيص التفاعلات فيما يلى :

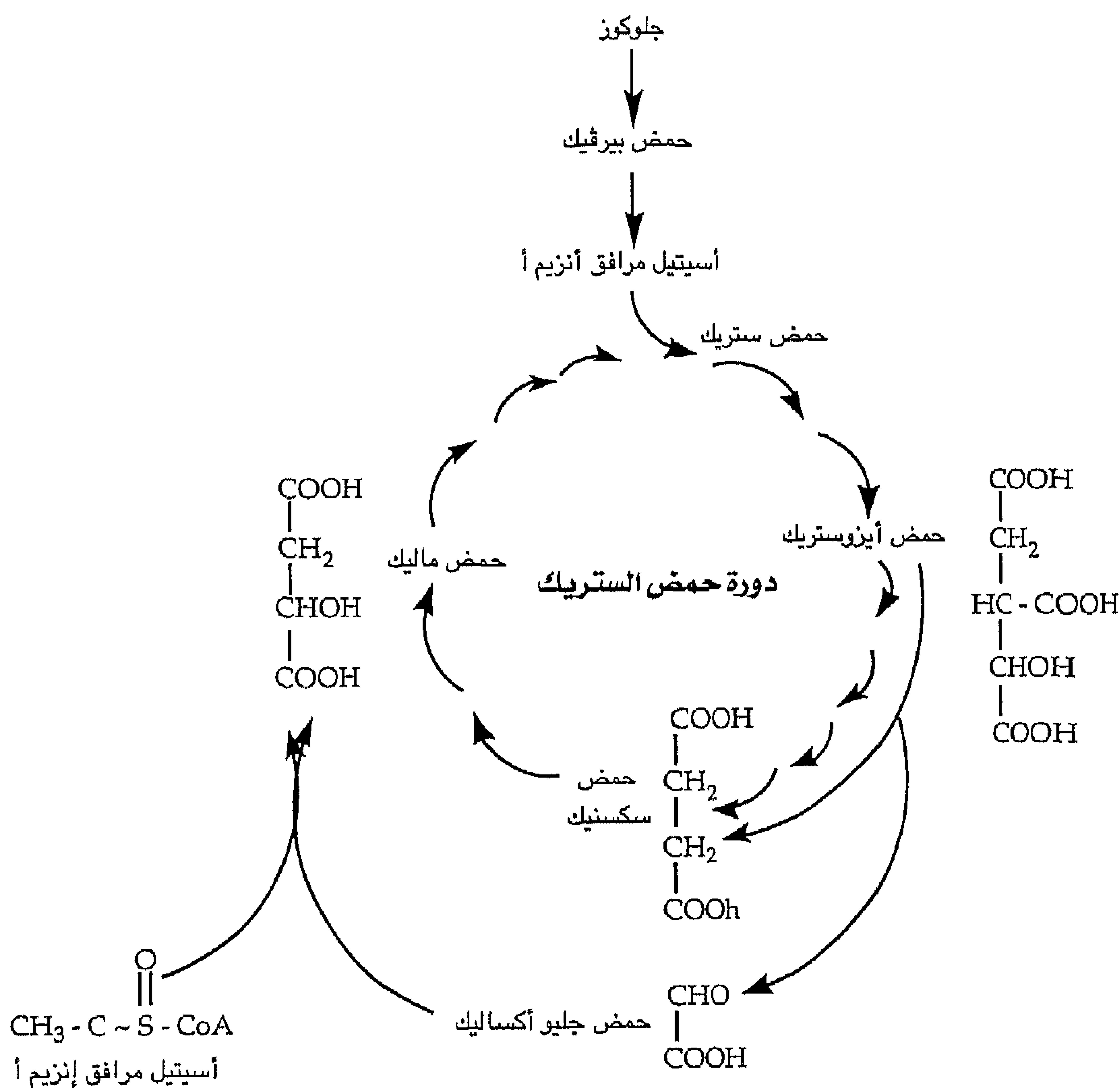




ويستطيع عدد من البكتريا والفطريات استهلاك مركبات ذات ذرتين كربون (مثل الخلات وكحول الايثايل) كمصدر وحيد للكربون . ويمكن للخلات أن تدخل دورة حمض الستريك عن طريق الجليوأكساليك الجانبى (شكل ٢٩) . ينشق نظير حمض الستريك ، الذى تكون فى دورة حمض الستريك بإنزيم أيزوسترات لييز إلى حمض الساكسينيك والجليو أكساليك. يعود حمض الساكسينيك للدخول فى دورة حمض الستريك ، فى حين يتحد حمض الجليوأكساليك ذو ذرتى الكربون مع أسيتيل كوانزيم أ (ذرتين كربون) ، المشتق من الأسيتات، ليكونا حمض الماليك. ويتم تكثيف التفاعل الأخير باستخدام انزيم تخليق المالات. يدخل حمض الماليك بعد ذلك دورة حمض الستريك. ومن المحتمل دخول مركبات أخرى من ذرتين كربون فى دورة حمض الستريك بهذه الطريقة (Collins and Kornberg, 1960; Kornberg and Krebs, 1957; Kornberg and Madsen, 1957; Madsen , 1957; Niederpruem, 1965) .

ويحتاج إلى أنزيمات إضافية ، والتى لم تتميز تماما ، للدورة الجانبية للجليوأكساليك (Casseiton, 1976) وكما سبق الذكر فى الفصل الأول ، فإن الانزيمات المطلوبة لدورة الجليوأكساليك الجانبية تكون موجودة داخل أجسام

دقيقة متخصصة (الجليوأكسيسومات) . والموضع الخلوى الذى تحدث فيه دورة الجليوأكساليك الجانبية غير معروف ، رغم أن دورة حمض الستريك تصاحب الميتوكوندريات .



شكل (٢٩) : المسار الجانبى للجليوأكساليك

أدوار دورة حمض الستريك فى الفطريات Roles of the CA cycle in fungi :

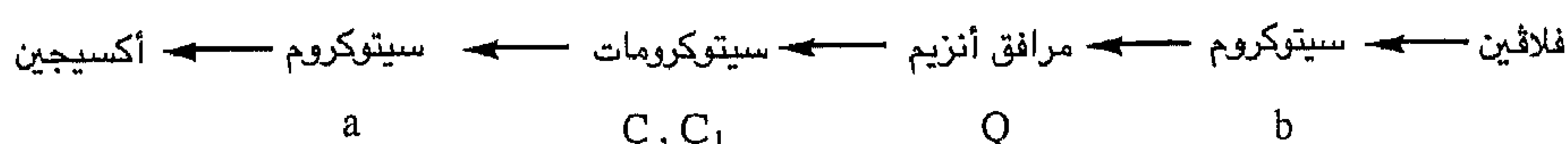
تخدم دورة حمض الستريك كمركز دوران حيث تلتقى عندها مسارات أيضية عديدة. وتخدم بعض المركبات الوسيطة لدورة حمض الستريك أيضا كمركبات وسيطة إما فى عمليات الهدم أو فى عمليات البناء لمركبات أخرى غير تلك الموجودة فى دورة حمض الستريك. فمثلا أستيل كوانزيم أ هو ناتج هدم من حمض دهنى ويمكنه أن يخدم أيضا فى تخليق أحماض دهنيه جديدة . ولحمض ألفا كيتوجلوتاريك دور مماثل فى أيض الحمض الأمينى . (أيض الأحماض الأمينية والأحماض الدهنية سيذكر بتفصيل أكثر على الصفحات التالية) . وظهور المركبات الوسيطة الشائع فى تفاعلات الهدم وفى دورة حمض الستريك يسمح للناتجات المحطمة من عدد من المركبات بالدخول فى دورة حمض الستريك ، حيث يتم هدمها غذائيا بعد ذلك. ومن الأدوار غاية الأهمية لدورة حمض الستريك هو جعل المركبات الوسيطة متاحة والتى تخدم كمصادر جاهزة لتخليق المركبات العضوية .

تفقد المركبات الوسيطة من دورة حمض الستريك لتخليق مركبات أخرى ، ولكن لا تزال طبيعية الدوران مستمرة فى دورة حمض الستريك. فتثبيت ثانى أكسيد الكربون يجعل استمرارية دورة حمض الستريك ممكن العمل لأن التركيز المطلوب من مفتاح المركبات الوسيطة يكون ثابتا. ورغم أن ميكانيكيات مختلفة يمكن أن تعمل ، فيحتمل أن أكثرها أهمية فى الفطريات هى تلك التى يقوم فيها حمض البيروفيك بوظيفه جزئ مستقبل حيث يستقبل مجموعة كربوكسيل فى وجود إنزيم بيروفات كربوكسيليز : .



ويحتوى إنزيم بيروفات كربوكسيليز على البيوتين ، وأيون أحادى التكافؤ ، عادة K^+ (بو+) ، وأيون ثنائى التكافؤ مثل Mn^{2+} (من٢+) أو Mg^{2+} (مغ٢+) وهى مطلوبة للتفاعل السابق . وميكانيكية تثبيت ثانى أكسيد الكربون فى الفطريات تماثل عموما تلك التى تحدث فى أنسجة الثدييات (Casselton, 1976; Utter *et al.*, 1975)

إنتاج الطاقة Energy Production : يماثل نظام السيتوكروم فى الفطريات بصفة عامة ذلك الموجودة فى الثدييات ويتركب من التتابع العام التالى (أو يحتمل تتابعا موازيا جزئيا) :



وكل وحدة يمكنها أن تكون معقدا من السيتوكرومات ؛ فمثلا ، سيتوكروم a يمكن أن يقسم جزئيا إلى سيتوكرومات a ، a_3 . والتركيب الدقيق لنظام السيتوكروم فى الفطريات متباين جدا . والسيتوكرومات المأخوذة من فطريات مختلفة عادة ذات صفات فيزيائية مختلفة ، كما يختلف تركيب مرافق انزيم Q بين الفطريات. ويمكن أن يختلف نظام السيتوكروم أيضا بين السلالات الوراثية أو إذا نمى نوع فردى تحت ظروف بيئية مختلفة - طفرة سيتوبلازمية («مستعمرة صغيرة» فرنسى "petite colonie") من خميرة وسلالات خميرة طبيعية نميت لا هوائيا أحتوت على سيتوكروما a_1 ، b_1 ، غير الموجودة طبيعيا ، ولكنها تفتقد إلى السيتوكرومات الطبيعية a ، b ، c (Lindenmayer, 1965) .

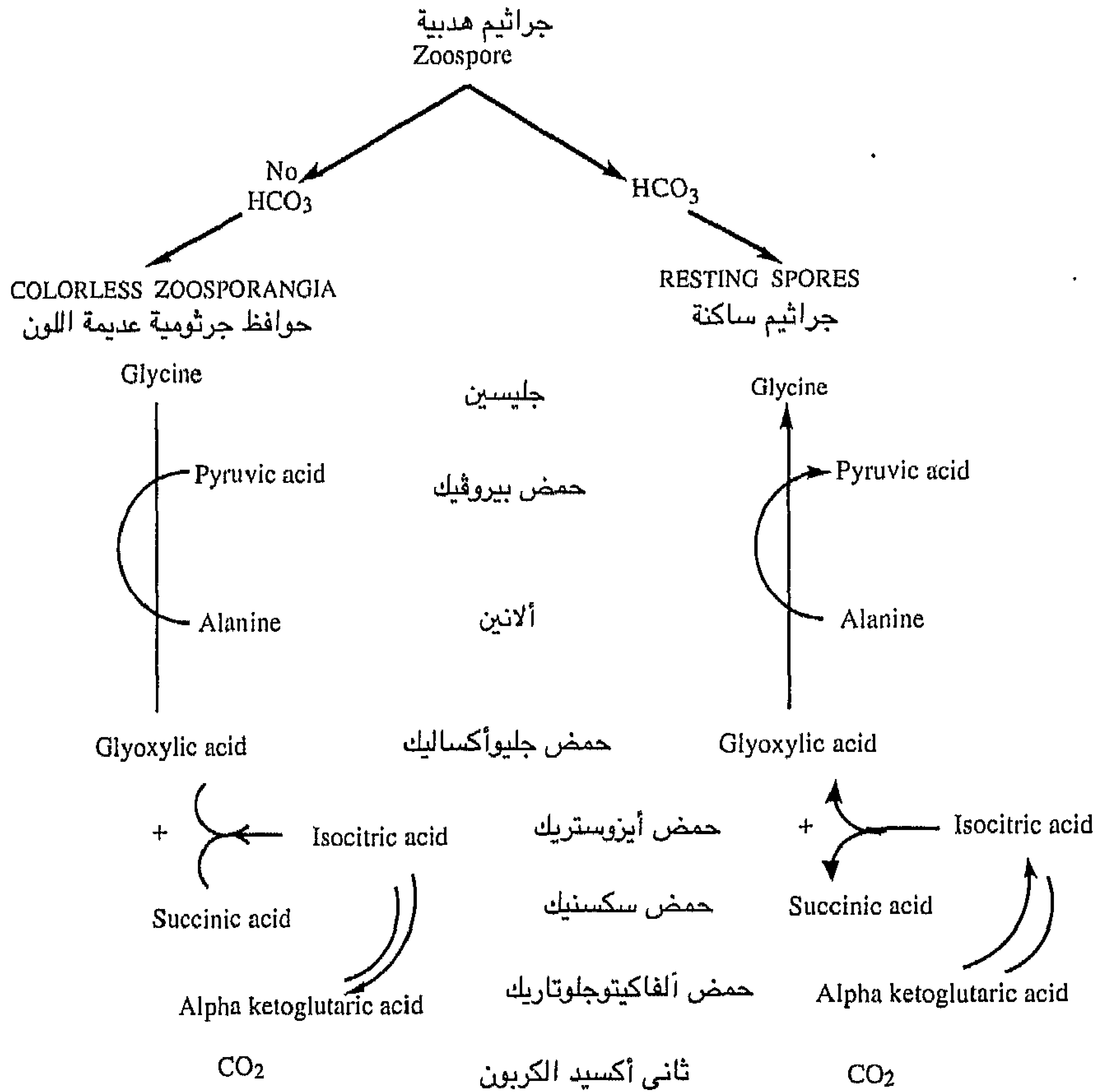
ومن الوظائف الهامة لدورة حمض الستريك هى امداد الكائن بالطاقة.

ويحدث ذلك أساسا بمرور أيونات الهيدروجين وإليكتروناتها على طول سلسلة السيتوكروم وتوليد ثلاثة جزيئات ATP لكل زوج من أيونات الهيدروجين. ويخزن كل مول من ATP حوالى ٧٫٠٠٠ كالورى (وحدة طاقة) . وتحويل جزئى من حمض البيروفيك إلى أسيتيل كوانزيم أ يطلق أيونين هيدروجين واليكترونين ، والأكسدة الكاملة لأسيتيل كوانزيم أ واحد خلال دورة حمض الستريك تطلق ثمانية أيونات هيدروجين وإليكتروناتها . ويؤدى هذا العدد إلى تكوين ١٥ مول ATP ، أو حوالى ١٠٥٫٠٠٠ كالورى ، من كل تركيز مولى واحد من حمض البروفيك الذى يتأكسد كليا .

دور دورة حمض الستريك فى التكشف Role of the CACycle in Differntiation : لقد أشرنا الآن إلى أن دورة حمض الستريك تمد الخلايا بمواد وسطية هامة فى عملية الأيض . وغير ذلك ، ومن معلوماتنا عن الشكل الظاهرى (الجزء الأول) ، نعرف أن الفطريات دائما تختلف إختلافا واسعا فى الشكل أثناء دورات حياتها الطبيعية. وإنه لمن المتوقع أن الشكل الظاهرى يكون محكوما لحد بعيد بعوامل وراثية وأيضية. وفى دراسات مكثفة عن الفطر *Blastocladiella emersonii* أسس Cantino (1966) مثل هذه العلاقة وأوضح أن تحورا لدورة حمض الستريك يشترك فى ذلك .

والفطر *Blastocladiella emersonii* له إستجابة ضوئية لتثبيت ثانى أكسيد الكربون الأمر الذى يوضح كثيرا بعض المظاهر الأيضية. وثانى أكسيد الكربون يمكن أن يقدم فى صورة بيكربونات مضافة إلى البيئة المزرعية . والمزرعة التى ستكون طبيعيا حوافظ جرثومية عديمة اللون فقط يمكن أن تستحث لتكوين جراثيم ساكنة بأن تحتوى البيئة المزرعية على ٠٫٠١ مول بيكربونات . والتباينات الكيميائية الحيوية المختلفة تلعب دورا بين ظهور الحافظة الجرثومية عديمة اللون

والجرثومة الساكنة الملونة. فمثلا ، يحتوى جدار الجرثومة الساكنة (ولكن ليس جدار الحافظة الجرثومية) على الصبغة القاتمة الميلانين وكذلك مصدرها ، التيروزين . ويحتوى بروتوبلازم الجرثومة الساكنة على جاما - كاروتين ، غير الموجود فى الحافظة الجرثومية . كما توجد أيضا اختلافات كمية فى معدلات البروتين ، عديدات التكسر ، والدهون . ومعظم هذه الاختلافات تتأثر كثيرا بتغييرات التنفس عن طريق دورة حمض الستريك (Cantino and Turian, 1959) . وعندما تتكشف الجراثيم الساكنة ، يوجد انخفاض ملحوظ فى معدل التنفس ، وتتوقف دورة حمض الستريك كما تختفى إنزيماتها (لا يوجد مثل هذا التدهور أثناء تكشف الحافظة الجرثومية). ويصاحب هذا الأنخفاض فى دورة حمض الستريك زيادة ملحوظة (حوالى ٦٫٥٠٠ ضعفا) فى نشاط إنزيم أيزوستريك ديهيدروجينيز. وتسبب زيادة نشاط أيزوستريك ديهيدروجينيز انعكاسا فى خطوة هامة فى دورة حمض الستريك (شكل ٣٠) . ففى دورة حمض الستريك العادية يتأكسد حمض أيزوستريك ويفقد مجموعة كربوكسيل ليكون حمض ألفا - كيتوجلوتاريك ، ولكن فى هذا الانعكاس ، يتم اختزال حمض ألفا - كيتوجلوتاريك وإضافة مجموعة كربوكسيل ليكون حمض أيزوستريك. وهذا يوقف دورة حمض الستريك تماما ويوفر كميات كبيرة من حمض أيزوستريك . وفضلا عن التجمع ، فإن أيزوستريك يغير اتجاهه إلى مسار أيضى جديد والذى يتضمن تحوله إلى حمض السكسنيك والجليوأكساليك . يصبح حمض الجليوأكساليك الآن مشتركا فى تفاعلات إنتقالية لينتج الجليسين. وتتعلق أهمية هذه المعلومة ليس فقط بالطريقة التى تتغير فيها الدورات التنفسية أثناء النمو ولكن أيضا بالتحكم الذى يظهره هذا التغير على النمو الطبيعى .



شكل (٣٠) : التغير المستحث بالبيكربونات فى التنفس مصحوبا بالتغيرات المورفولوجية فى الفطر *Blastocladiella emersonii*

العوامل المؤثرة على التنفس فى الفطريات :

Factors Influencing Respiration In Fungi

تؤثر عدة عوامل بيئية وداخلية على مسار ومعدل التنفس . والعوامل الخارجية المؤثرة على التنفس هى تركيز أيون الهيدروجين (pH) ، درجة الحرارة ، ضغط الأكسجين ، ثانى أكسيد الكربون ، والمواد المغذية. ويؤثر تركيز أيون

الهيدروجين ودرجة الحرارة على التنفس بطريقة مماثلة لتأثيرها على النمو ؛ نوقشت فى الفصل السابق .

والأكسجين هو أحد المتطلبات لحدوث التنفس الهوائى. والأكسجين المستخدم فى التنفس يكون مذابا فى سائل ، وتكون كمية الأكسجين الذائبة هذه جزءا من كمية الأكسجين الموجود فى الصورة الغازية. وعند تركيزات منخفضة جدا من الأكسجين ، يرتبط معدل التنفس مباشرة مع كمية الأكسجين المتاحة ، ولكن عندما تزداد كمية الأكسجين ، يكون معدل التنفس غير مرتبط بتركيز الأكسجين. والنقطة التى يصبح معدل التنفس عندها غير مرتبط بتركيز الأكسجين هى ٠٫٠٢٢ ملليمول/لتر (حولى ١٦ ملليمتر زئبق) للفطر *Penicillium chrysogenum* وحوالى ٠٫٠٠٤٦ ملليمول/لتر (حوالى ٤ ملليمتر زئبق) لخلايا الخميرة (Finn, 1954) .

ومن العوامل الخارجية الأخرى التى تؤثر على التنفس هو تركيز السكر . فالتركيز العالى من السكر فى وجود تهوية كافية ينتج عنه اتباع مسارات تخمرية فى الخمائر ، حيث أن تركيز الجلوكوز فوق ٥ ٪ يثبط كلية تخليق الانزيمات التنفسية . وباستهلاك الخمائر للسكر فى بيئاتها المزرعية ، يحتمل زيادة نشاط إنزيمات دورة حمض الستريك وأيضا تلك الخاصة بدورة حمض الجليوأكساليك (Suomalainen and Oura, 1971) .

وتشمل العوامل الداخلية توفر الانزيمات فى الخلية ، نفاذية الخلية ، طور النمو ، والعمر . وأكثر هذه العوامل أهمية هو توفر الانزيمات فى النوع الفطرى . فهذه ستحدد بوضوح أى المواد التحتية يمكن أن تتأكسد وأى المسارات الكيميائية الحيوية يمكن أن تتبع. وقد يرجع فشل الفطر فى أكسدة

طبقة تحتية إلى عدم قابلية الطبقة التحتية لاختراق الغشاء الخلوى ، ولكن التحضيرات الخلوية الحرة يمكنها أكسدة نفس الطبقة التحتية ، مما يشير إلى أن الخلية تملك الانزيمات الضرورية لانجاز الاكسدة. وتلك الطبقات التحتية التى لا تخترق الخلية غالبا هى مركبات قابلة للتأين مثل الأحماض العضوية. ويمر الفطر بمراحل نمو متعددة (مثل سكون الجرثومة ، إنبات الجرثومة ، ونمو الميسليوم) . وتتغير معدلات التنفس أو مسارات التنفس مع المراحل المختلفة أو مع العمر . ويكون التنفس أقصى ما يمكن أثناء مراحل النمو النشط ويتناقص بتقدم عمر الفطر ونقص النمو المصاحب لذلك. والأمثلة المتخصصة لارتباط مسار التنفس مع النمو تشمل الفطرين *Tilletia caries* ، *Blastocaldiella emersonii* وكذلك التغيرات التى تسلكها الجراثيم النابتة (الفصل الرابع) . وفى جنس *Allomyces* ، تملك الحوافظ المشيجة المذكرة دورة حمض ستريك ضعيفة وتعتمد على المسار الجليكوليزى الجانبى ، فى حين لا يوجد مثل هذا الضعف فى الحوافظ المشيجية المؤنثة (Cantino, 1966) .

المركبات الكربونية التى تنتجها الفطريات :

Carbon Compounds Produced by Fungi

بعد تمثيل (تكوين أو بناء) المركبات الكربونية ، تستخدم كمية معينة من الكربون بواسطة الفطر فى التخليق الحيوى للماد الخلوية . وهذه تشمل مكونات الجدار ، الكربوهيدرات المخزنة ، وعدد كبير من نوع الأيض (التحولات الغذائية) غير ذات القيمة الواضحة للفطريات .

عديدات التسكر : Polysaccharides

تستخدم كمية كبيرة من الكربون الممثل بواسطة الفطريات فى تخليق مواد

الجدار. وكما سبقت الاشارة فى الفصل الأول ، تتكون الجدر الفطرية من مخلوطات معقدة من الكربوهيدرات ، البروتينات ، والدهون ، وأن المادة الكربوهيدراتية الرئيسية هى الشيتين .

ويشمل تخليق عديدات تسكر الجدار والجليكوجين أساسا تكرار التفاعل الرئيسى التالى (Burnett, 1976) :

سكر نيوكليوسيدى ثنائى الفوسفات + بادىء ←——— (سكر – بادىء) + نيوكليوسيد ثنائى الفوسفات .

وتخليق الشيتين ، الذى يتبع المسار العلوى ، يكون متماثلا بصفة عامة فى الفطريات ، القشريات ، والحشرات (McMurrough *et al.*, 1971) . يبدأ تخليق الشيتين بتحول جلوكوز – ١ – فوسفات إلى ن – أستيل جلوكوز أمين – ١ – فوسفات ، الذى يتطلب سلسلة من التفاعلات (شكل ٣١) . يتفاعل ن – أستيل جلوكوز أمين – ١ –فوسفات بعد ذلك مع UTP (نيوكليوتيد يوريدين ثلاثى الفوسفات) ليكون UDP – ن – أستيل جلوكوز أمين ، وهو عبارة عن سكر نيوكليوسيدى ثنائى الفوسفات . وفى النهاية يحول UDP – ن – أستيل جلوكوز أمين جزءا بسيطا من ن – أستيل جلوكوز أمين إلى سلسلة الشيتين النامية ، والتى تقوم بوظيفة البادىء ، ثم يصبح واحدة من تحت وحداتها. وانزيم تخليق الشيتين (شيتين سينثيتيز) وكذلك أيونات المغنسيوم (Mg^{2+}) يكونان مطلوبان لهذه المرحلة من التكثيف. وجزىء الشيتين المكتمل هو سلسلة طويلة من تحت وحدات السكر المرتبطة بروابط بيتا – ١ ، ٤ (شكل ٤ – الجزء الأول) .

وتكون الفطريات عديدات التسكر التى تخدم كمخزون للطاقة . والكحول السكرى مانيتول يتكون ويستهلك كمخزون غذائى وهو شائع بصفة خاصة بين

جلوكوز - ٦ - فوسفات

↓ إنزيم فوسفوجلوكوأيزوميريز

فراكتوز - ٦ - فوسفات

↓ + جلوتامين

جلوكوز أمين - ٦ - فوسفات
(+ جلوتامات)

↓ أسيتيل مرافق انزيم أ

ن - أسيتيل جلوكوز أمين - ٦ - فوسفات + مرافق إنزيم أ)

↓ + ATP + فوسفوأسيتيل جلوكوز أمين ميتوتيز

ن - أسيتيل جلوكوز أمين - ١ - فوسفات

↓ + يوريدين ثلاثى الفوسفات + بيروفوسفوريليز

يوريدين ثنائى الفوسفات - ن - أسيتيل جلوكوز أمين (+ عديد الفوسفات)

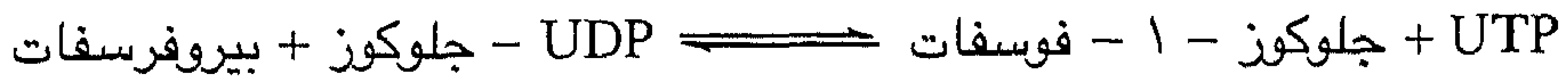
↓ + عديد - ن - أسيتيل جلوكوز أمين
+ إنزيم تخليق الشيتين + مغ$^{2+}$

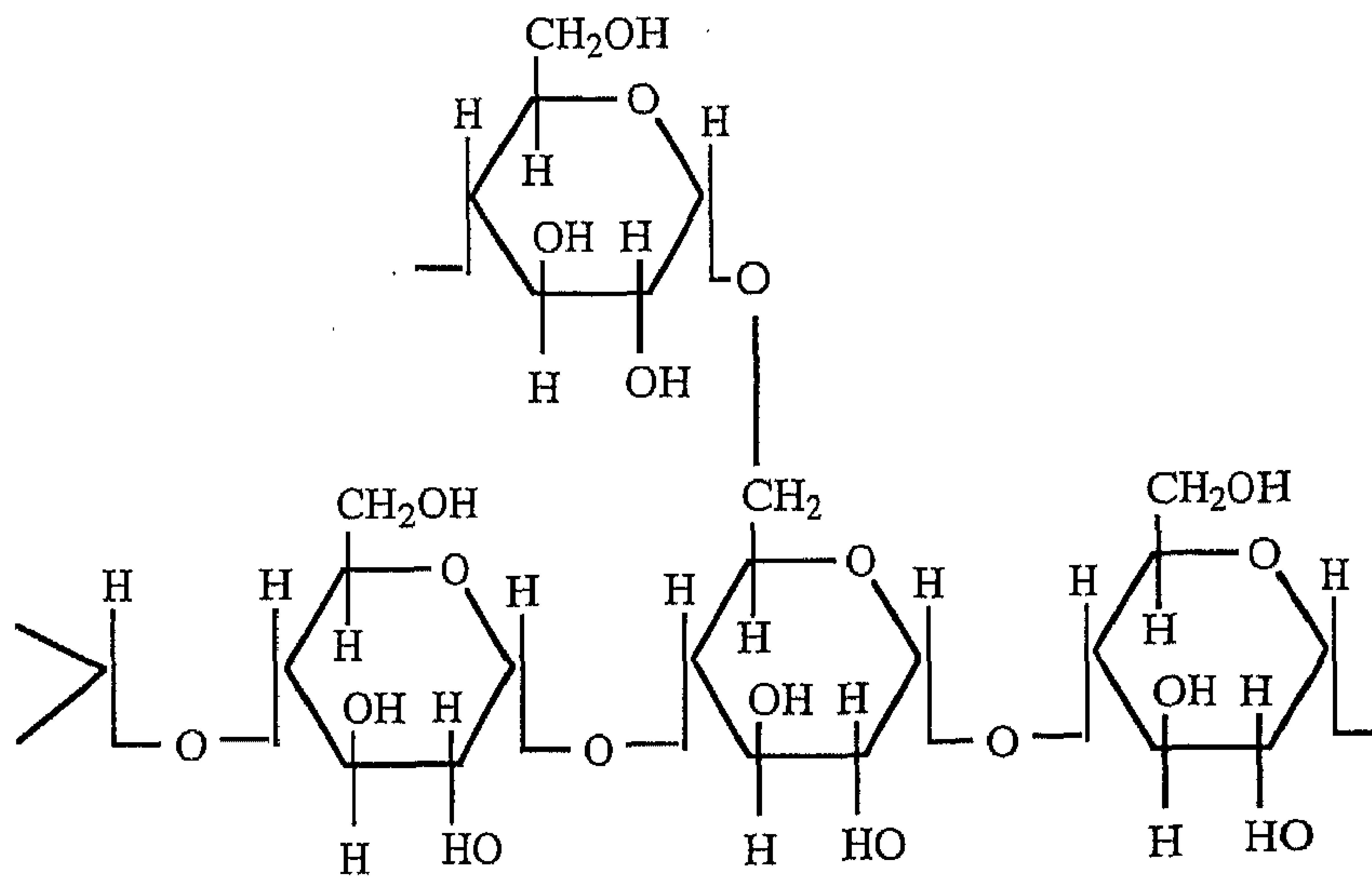
شيتين (+ يوريدين ثنائى الفوسفات)

شكل (٣١) : تخليق الشيتين كما يحتمل حدوثها فى الفطريات .

الفطريات الأسكية والبازيدية . ومن الكحولات السكرية الأخرى المتكونة بالفطريات (وقد تخدم كناتجات مخزنة) هى سوربيتول يمينى ، فوليميتول - يمينى ، أرابيتول - يمينى ، وإريثريتول - يسارى. وأكثر النواتج المخزنة شيوعا هو الجليكوجين (شكل ٣٢) ، والذى يشكل عادة حوالى ٥ ٪ من الوزن الجاف للميسليوم والجراثيم (Cochrane, 1958) . ومثل الجليكوجين المتكون بواسطة

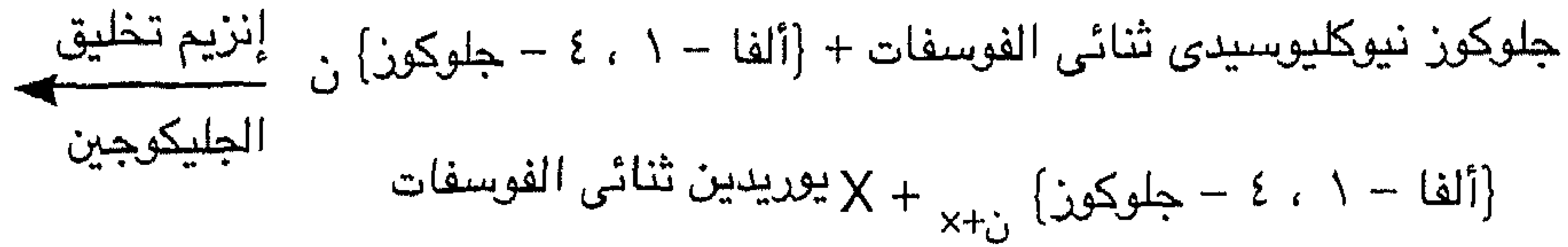
الحـيـوانات ، يكون الجليكوجـين جلوكـوزا عـديد الأنوية مـتـشـعـبـا . وفى الجـزء الرئيـسى من السلسـة ، تتـرابط وحـدات الجلوكـوز بروابط ألفـا - ١ ، ٤ . وفى تخليق الجليكوجين ، يتفاعل UTP مع جلوكوز - ١ - فوسفات كالتالى (Burnett, 1976) :


UTP + جلوكوز - ١ - فوسفات ⇌ UDP - جلوكوز + بيروفرسفات



شكل (٣٢) : جزء من جزئ الجليكوجين .

ويعطى جلوكـوز - UDP (سكر نيوكليوسـيدى ثنائى الفوسـفـات) جلوكـوزا - يمينيا فى وجود انزيم تخليق الجليكوجين ، ويضاف الجلوكوز - اليمينى إلى جزء الجليكوجين النامـى ، والذى يقوم بوظيـفة مـستـقبل. ويمكن تلخيص الخطوات الأخيرة كالتالى :



خليط نواتج الأيض الهيدروكربونية :

Miscellaneous Hydrocarbon Metabolites

تعتبر الفطريات من بين أكثر الكيميائيين نشاطا ، وهى قادرة على إنتاج مركبات عضوية عديدة ومتباينة. والكثير من هذه المركبات غير ذات قيمة ظاهرة للفطر حيث أنها لا تشترك مباشرة فى الامداد بطاقة للخلية ولا تشترك فى مكونات تركيب الخلية. وبدلا من ذلك ، تظهر هذه المركبات غالبا إما مباشرة أو بصورة غير مباشرة من فائض بعض المركبات الوسيطة للأيض العادى وتشكل ناتجات «فيض زائد» . وعلى الجانب الآخر ، فإنها قد تنتج من مسار تخليق حيوى غير مرغوب ، حيث يكون فى حقيقتة خطأ فى الأيض لأنها لا تمد الفطر بالطاقة أو بمنتج تخليقى يحتاجه ولكنها بدلا من ذلك تحتاج إلى طاقة ومركبات وسطية لكى تتكون . وبعض هذه المركبات ذات أهمية تجارية (أنظر الفصل الثامن) .

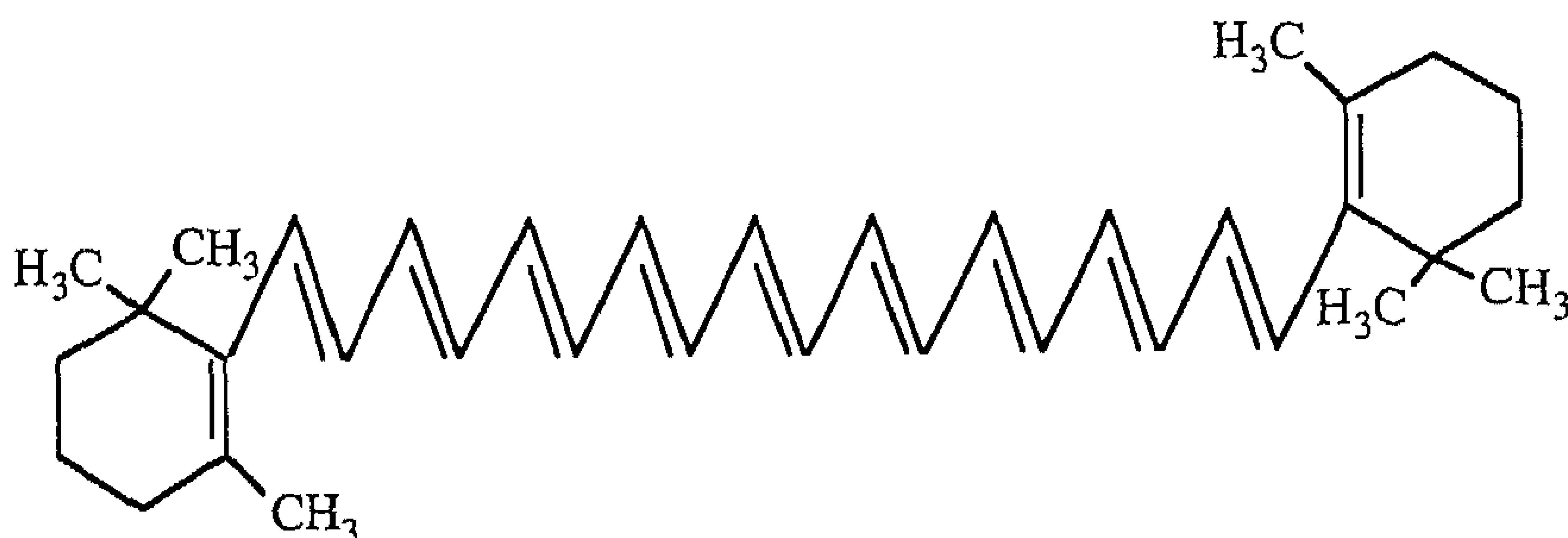
ناتجات الأيض الاليفاتية : Aliphatic Metabolites

يتكون عدد من المركبات الاليفاتية المشبعة بواسطة الفطريات. وهذه تتضمن الكحولات ، الأحماض ، والاسترات. وبعض الأمثلة الشائعة تشمل الأحماض ومختلف المركبات الاليفاتية غير المشبعة .

والأحماض الناتجة من المسارات التنفسية يمكن أن تتجمع بكميات كبيرة لدرجة أنه لايحدث لها تحول غذائى أكثر من ذلك. وهذه تتضمن أحماض

الجلوكونيك ، الستريك ، أكسالوأستيك ، ماليك ، فيوماريك ، سكسنيك ، لاكتيك ، والخليك. وتشتق بعض الأحماض من المركبات الوسطية التنفسية. ومن هذه حمض الأكساليك (ناتج أيضى شائع فى الفطريات عموما وفى الأجاريكالات بصفة خاصة) وهو يشتق من حمض أكسالوأستيك ؛ حمض إيتاكونيك ، والمتكون بواسطة سلالات من الفطر *Aspergillus terreus*، المشتق من *النظير سيس* – لحمض أكونيتيك ؛ وحمض أسيتون ثنائى الكربوكسيليك ، الناتج بواسطة *A. niger* من أيض حمض الستريك. والأحماض التى تتكون مباشرة من السكريات هى حمض المانونيك (من المانوز) ، حمض الجالاكتونيك (من الجالاكتوز) ، وحمض الجلوكورونيك (من الجلوكوز) (Cochrane, 1958) .

والمركبات الأليفاتية الغير مشبعة هى أيضا شائعة ، حيث توجد رابطة زوجية غير مشبعة (- CH = CH-) ورابطة ثلاثية غير مشبعة (-C ≡ C-) ويحدثان بأعداد كبيرة فى نواتج الأيض الفطرية. وأبسط مركب يتبع هذا الطراز هو الإيثليين ($CH_2 = CH_2$) ، المنتج بواسطة بعض الفطريات التى تسبب ذبول النباتات (الفصل السادس). كما يمكن أن تحدث الرابطة الزوجية الغير مشبعة فى سلاسل أيضا ، إما مع روابط فردية مشبعة أو مع روابط زوجية أخرى . والعديد من هذه المركبات يكون ملونا ، ومن أمثلتها الشائعة بيتا – كاروتين ، صبغة صفراء (شكل ٣٨) . والرابطة الثلاثية الغير مشبعة شائعة بصفة خاصة فى ناتجات أيض الفطريات الراقية وهى تحدث دائما وأبدا فى سلاسل مع روابط ثلاثية أخرى أو مع روابط زوجية .



شكل (٣٣) : بيتا كاروتين

ناتجات الأيض العطرية : Aromatic Metabolites

تتميز النواة العطرية بحلقة من ست ذرات كربون وثلاث روابط زوجية غير مشبعة ويوجد مسارين يحتمل أن تشتق منها النواة العطرية. وهما مسار حمض الشيكيمك ومسار الأسيتات (الخلات) . ولم يعرف - على أى حال - ما إذا كانت كل أو حتى معظم المركبات العطرية تشتق من هذين المسارين .

وفى مسار حمض الشيكيميك ، يتكثف إريثروز - ٤ - فوسفات (مشتق من مسار HMP) مع حمض فوسفو إينول بيروڤيك. يدخل المركب الوسطى المتكون من هذا التفاعل فى إعادة ترتيبات متتابعة (تشمل تكوين حلقة ورابطة زوجية) لتكون حمض الشيكيمك. يتكاثف حمض الشيكيميك مع وحدة من ٣ ذرات كربون ويتحول إلى حمض بريڤرينيك ، ذو الرابطيتن الزوجيتين. ومع تكوين الرابطة الزوجية الثالثة ، يتحول حمض البريڤرينيك إلى مركبات عطرية (شكل ٣٤) .

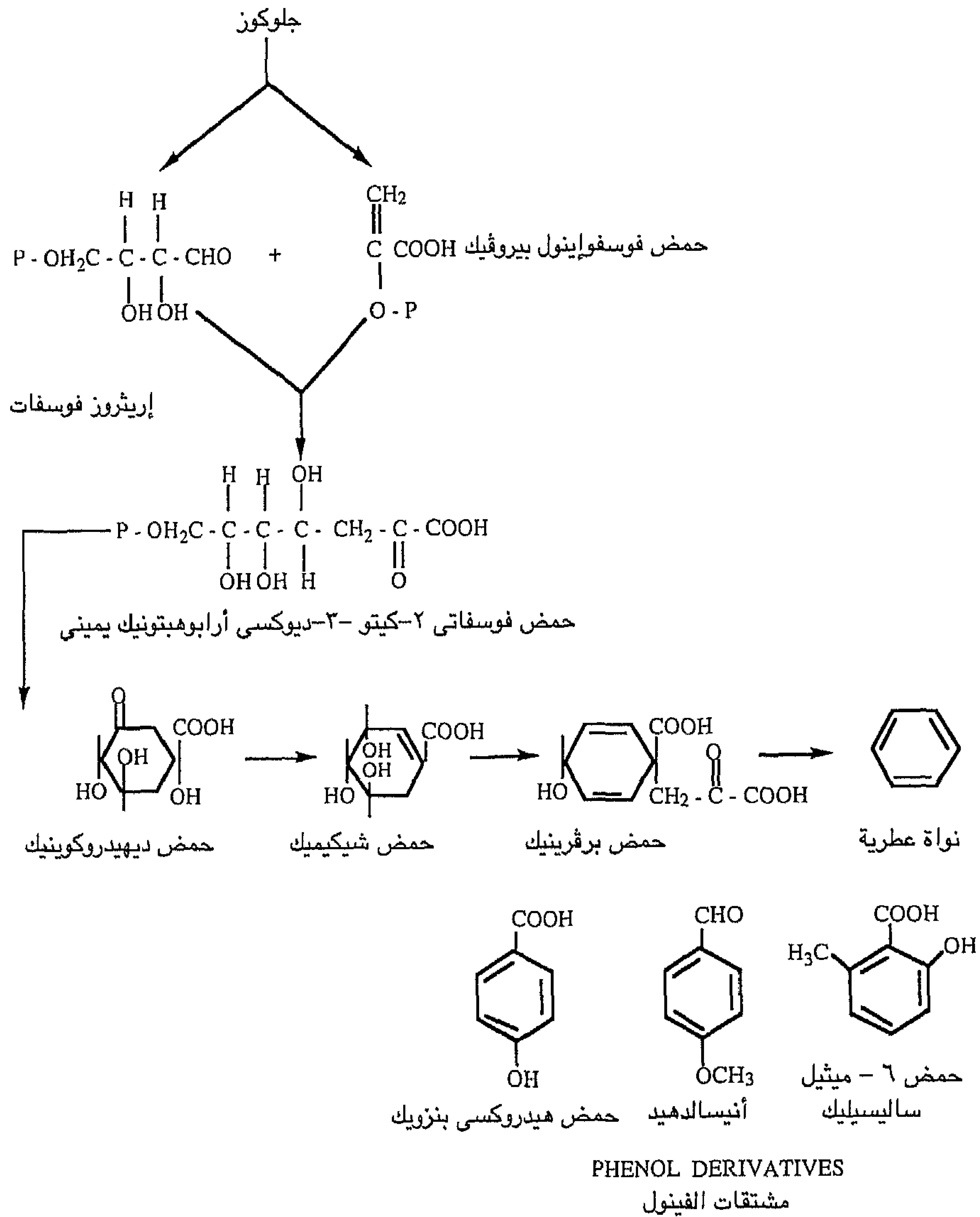
ومنذ وقت طويل عرف الهيكل ذو ذرتى الكربون وذرة الأكسجين لحمض الخليك (أسيتات أو الخلات) كطاقة بناء رئيسية لنواتج الأيض الفطرية . ويمكن تعديدمختلف التجمعات لوحدات الخلات و وحدات الخلات المتحورة لتراكيب

ناتجات أيض عديدة. ويتضمن مسار تكثيف جزئيات الخلات ذلك الذى يتحد فيه أستيل كوإنزيم أ مع ثانى أكسيد الكربون ليكون مالونيل كوإنزيم أ ، مركب وسطى ذو ٣ ذرات كربون . تدخل ثلاثة جزئيات من مالونيل كوإنزيم أ فى تكثيف لتكون نواه عطرية من ٦– ذرات كربون ، وتطلق فى نفس الأثناء ثلاث جزئيات من ثانى أكسيد الكربون (Bu' Lock and Smalley, 1961) . والتفاعلات الوسطية فى هذه العملية قليلة الفهم .

توجد أعداد كبيرة من المركبات العطرية فى الفطريات ، وهى قد تحدث إما فى أشكال أحادية الحلقة أو عديدة الحلقات (شكل ٣٥) . ومعظم نواتج الأيض العطرية أحادية الحلقة تكون إما كحولات عطرية أو مشتقات منها حيث تستبدل مجموعة الهيدروكسيل بمجموعة ميثيل ($-CH_3$) ، ميثوكسيل ($-CO_2H$) أو تستبدل بأصل عضوى . والكحولات العطرية هى فينول ، بيروكاتيكول ، ريسورسينول ، كوينول ، هيدروكسى كوينول ، وبيروجاللول ؛ وهذه تختلف فى عدد وموضع مجموعات الهيدروكسيل الخاصة بها . ومشتقات الفينول ، الريسورسينول ، والكوينول شائعة بصفة خاصة .

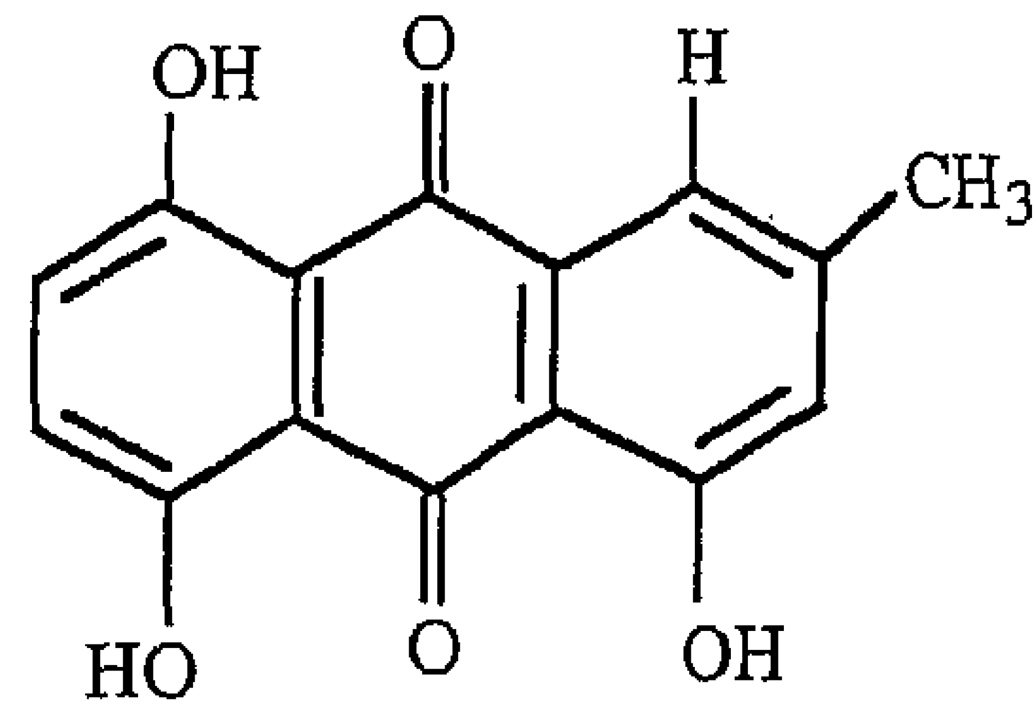
ومن أمثلة مشتقات الفينول جاما– هيدروكسى حمض بنزويك وأنيسألدهيد اللذان يشتقان من خلال مسار حمض الشيكيميك. وفرد آخر من هذه المجموعة ، ٦ – ميثيل حمض الساليسيليك ، وهو أحد المركبات الوسيطة فى مسار الخلات. والمشتقات الأخرى العديدة يفترض أنها تشتق من خلال مسار الخلات (Birkinshaw, 1965) .

ومشتق الكينول يمكن أن يتأكسد بواسطة الفطر ليكون الكينون . وتوجد عدة

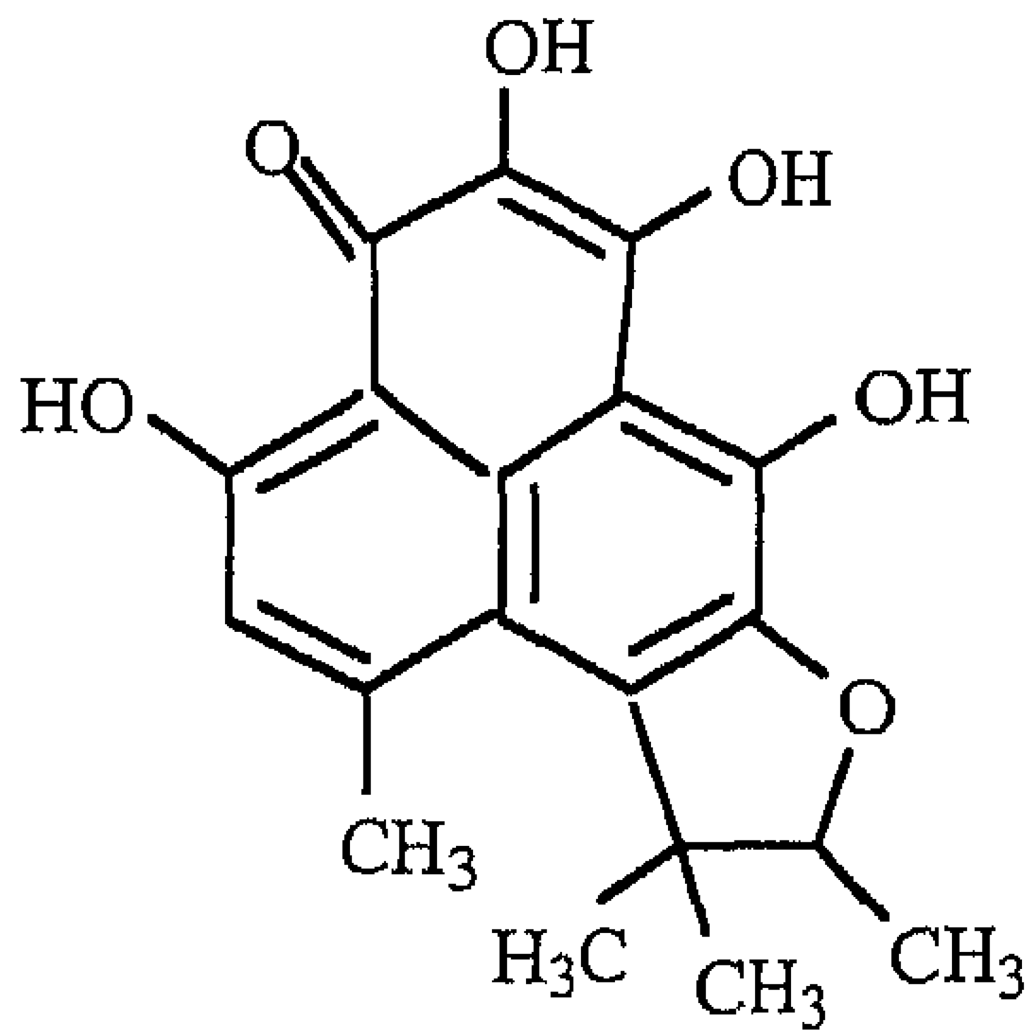


شكل (٣٤) · مسار حمض الشيكيميك لتكون المركبات العضوية . بعض الخطوات الموضحة تتكرر .

طرز من الكينونات ، تقدر بواسطة عدد الحلقات الموجودة وطريقة إرتباطها ببعضها . ومن المواد ذات الأهمية الخاصة الأنثراكينونات ، وهى صبغات تسبب تلون الميسليوم بلمعان . والانثراكينونات قد تكون كثيرة لدرجة تصل ٣٠ ٪ من الوزن الجاف للميسليوم وتتكون هذه المركبات من ثلاث حلقات عطرية ويمكنها أن تملك من ١ – ٥ مجموعات هيدروكسيل ، واحدة منها تكون ميثيلية (Birkinshaw, 1965) . وكوإنزيم Q فى نظام السيتوكروم هو كينون ذو وظيفة فى الخلية .



أحد الأنثراكينونات
(هلمنثوسبورين)
AN ANTHRAQUINONE
(Helminthosporin from *Helminthosporium gramineum)*



أحد نواتج الأيض عديدة الحلقات (أتروفنتين)
A POLYCYCLIC METABOLITE
(Atrovenetin from *Penicillium atrovenetum*

شكل (٣٥) : بعض نواتج الأيض العطرية .

أيض النيتروجين : Nitrogen Metabolism

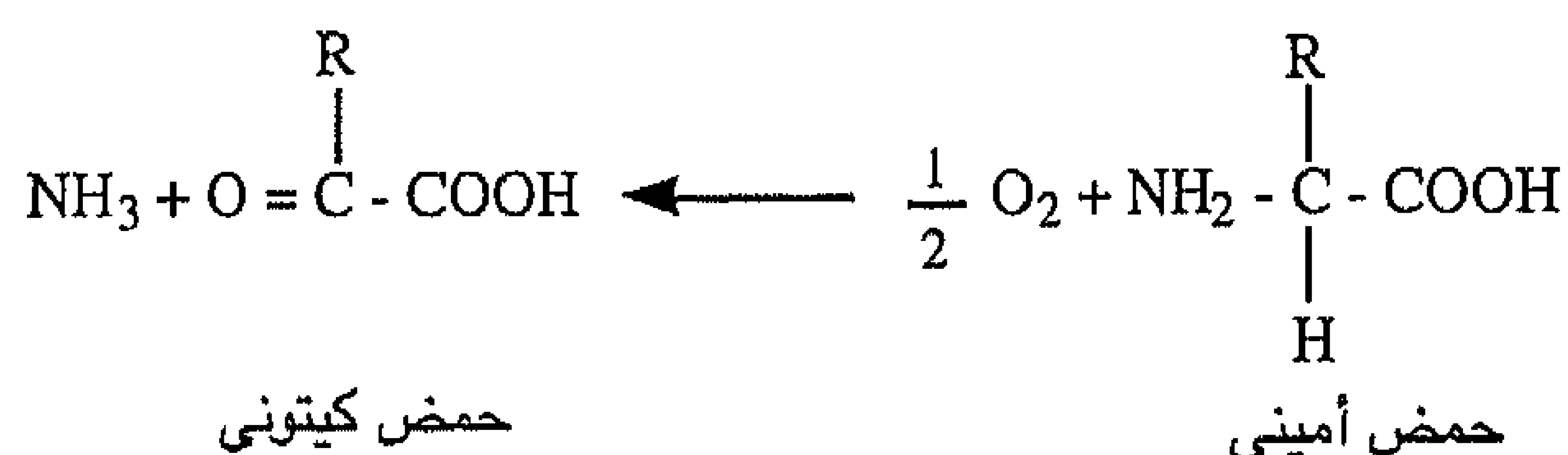
أيض الحمض الأمينى : Amino Acid Metabolism

تفاعلات نزع وانتقال مجموعة الأمين :

Deamination and Transamination Reactions

كما لوحظ فى الفصل الأول ؛ تحرر البروتينات والببتيدات أحماضا أمينية من التحليل المائى ، وأن هذه الأحماض الأمينية هى مصدر للنيتروجين القابل للإستخدام . وقبل مناقشة استخدام الأحماض الأمينية بواسطة الفطريات ، يجب مناقشة نوعين هامين من التفاعلات تشمل الأحماض الأمينية والتى تعتبر عامة الحدوث فى الكائنات والمسئولة عن عديد من انتقالات الأحماض الأمينية . هذان هما نزع مجموعة الأمين عن طريق الأكسدة وتفاعلات الانتقال .

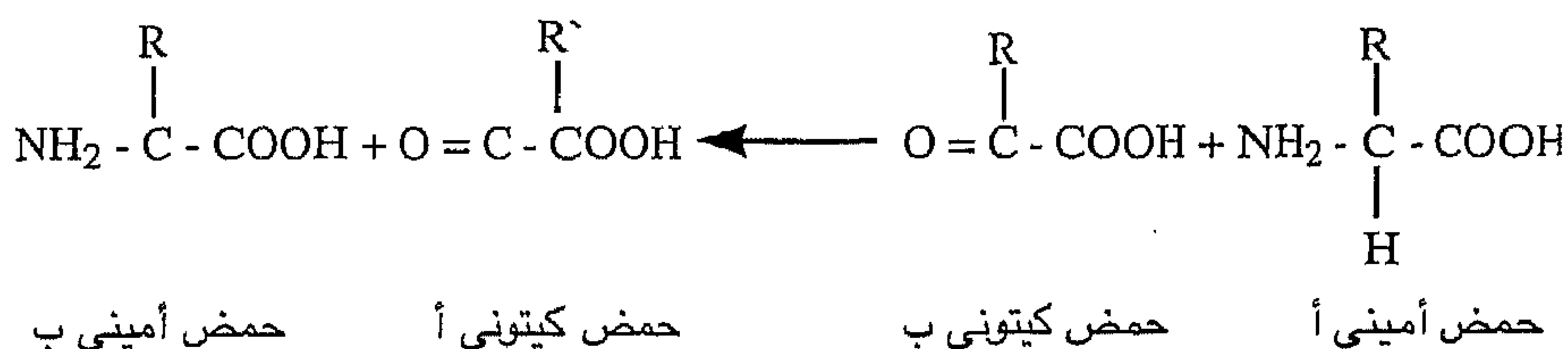
وفى تفاعل نزع مجموعة الأمين تزال مجموعة الأمين من الحمض الأمينى ، تاركة حمض كيتونى:



والإنزيمات المشتركة فى تفاعل نزع الأمين هى إنزيم أكسدة الحمض الأمينى اليمينى أو االيسارى (D- or L- amino acid oxidase) ، التى تنزع الأمين من الأحماض الأمينية اليمينية (D) أو اليسارية (L) ، على الترتيب . وانزيمات أكسدة الحمض الأمينى فى الفطريات تماثل بصفة عامة تلك الموجودة فى النظام

الحيوانى ، ولكنها قد تختلف فى المعدلات التى تؤثر بها على تفاعل نزع الأمين وأيضا درجة تخصصها للطبقة التحتية .

ويشمل تفاعل انتقال الأمين انتقال مجموعة الأمين من مركب إلى أخر . وهو يأخذ مكانه بين حمض أمينى وحمض كيتونى ، محولا الحمض الكيتونى إلى الحمض الأمينى الشبيه به (أنظر المعادلة الآتية) . وتسمح تفاعلات نقل الأمين بتخليق حمض أمينى من الهيكل الكربونى المتاح ، طالما توفر الحمض الأمينى المعطى .



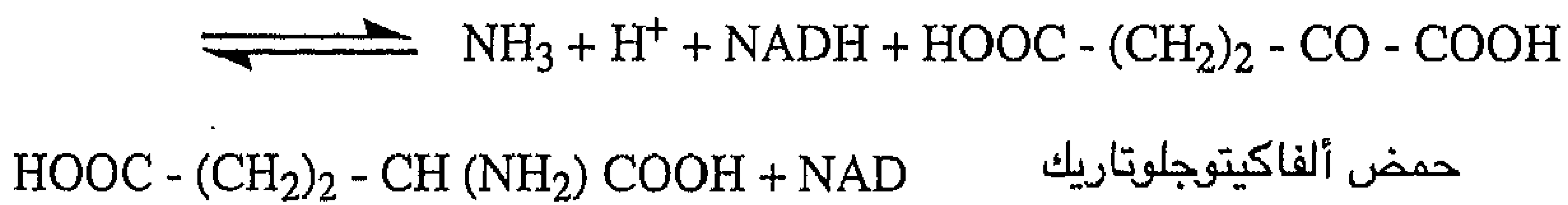
هدم الحمض الأمينى : Amino Acid Catabolism

معظم الأحماض الأمينية الممثلة بواسطة الفطريات تستخدم مباشرة دون هدمها . وعملية نقل الأمين تحول حمضا أمينيا إلى حمض أمينى آخر مطلوب ، والذى يستخدم بعد ذلك مباشرة فى تخليق البروتين أو فى عمليات تخليقية أخرى. وطفرات الفطر *Neurospora crassa* ، تفتقر إلى انزيم نزع الهيدروجين من حمض الجلوتاميك (جلوتاميك ديهدروجينيز) ولهذا السبب تكون غير قادرة على التخليق المباشر للأحماض الأمينية عبر حمض ألفا – جلوتاريك (أنظر القسم التالى) ، ولكنها تكون قادرة على استهلاك أحماضا أمينية عديدة ، مما يدل على أن جهاز نقل أمينى كبير يوجد فى ذلك الكائن (Niehodas, 1965) .

والقاعدة الأساسية لهدم الحمض الأمينى فى الفطريات هى نزع الأمين التأكسدى ، ولكن توجد عدة آليات أخرى . فعلى سبيل المثال ، يمكن تحليل الأسباراجين إلى حمض الأسبارتيك والأمونيا فى الفطر *Aspergillus niger* وغيره ؛ وينشق الثيرونين إلى الجلايسين والأسيتالدهيد بالفطر *Neurospora crassa* ؛ ويتحطم الأرجينين عبر دورة الأورنوثين (نوقشت فى القسم التالى (Cochran, 1958) .

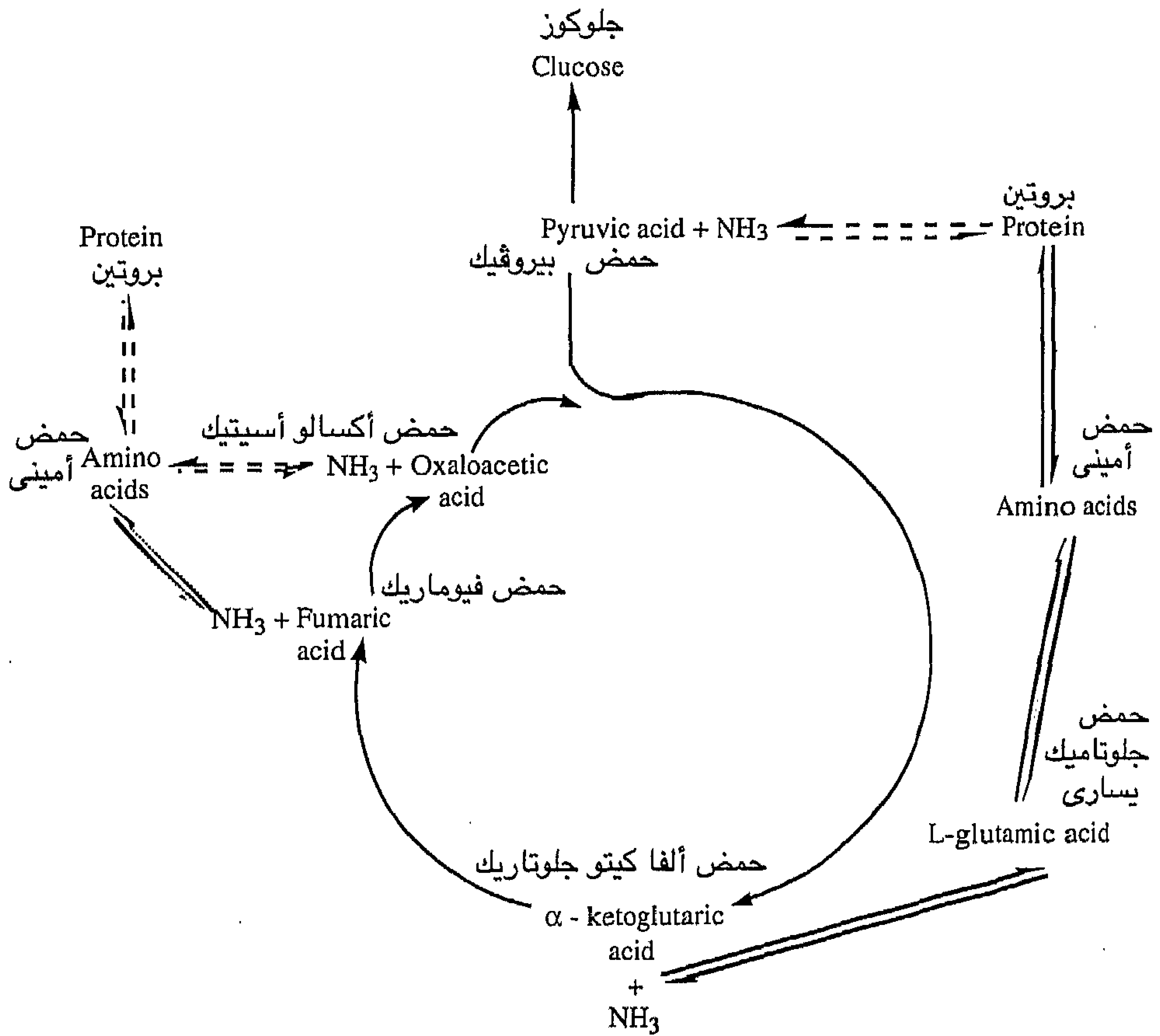
تداخلات حمض الجلوتاميك : The Glutamic Acid Crossroads

إن الأمونيا المحررة من تفاعل نزع مجموعة الأمين والنيتروجين الغير عضوى (نترات ، نيتريت ، وأمونيا) التى تمتص مباشرة بواسطة الفطريات – تدخل فى تفاعلات تخليقية . ومن المحتمل أن جميع صور النيتروجين الغير عضوى تختزل إلى أمونيا وأن هذه الأمونيا تدخل فى مسارات التخليق الحيوى للحمض الأمينى بإرتباطها مع حمض ألفا كيتوجلوتاريك ، وهو مركب وسطى فى دورة حمض الستريك :



والإنزيم الذى يتوسط هذا التفاعل – جلوتاميك ديهيدروجينيز – قد وجد فى الفطر *Neurospora crassa* (Cochran, 1958) . والحمض الأمينى المتكون من هذا التفاعل – حمض الجلوتاميك اليسارى – يشارك بنشاط فى تفاعلات نقل مجموعة الأمين وفى مسارات تخليقية متخصصة تؤدى إلى تكوين أحماض

أمينية أخرى . وتكوين حمض الجلوتاميك من الأمونيا وحمضه الكيتونى والإنتقال التالى لمجموعة الأمين إلى أحماض أمينية أخرى تعطى ميكانيكية هامة لإدخال النيتروجين الغير عضوى فى التخليق الحيوى للحمض الأمينى (شكل ٣٦) .



شكل (٣٦) : العلاقات المتداخلة لأيض الكربوهيدرات والحمض الأمينى . التحولات الهامة فى الفطريات يشار إليها بخط متصل ، بينما تلك الخاصة بكائنات أخرى يشار إليها بخط متقطع .

وتماما كما يمد حمض الجلوتاميك قنطرة تقود التخليقات الحيوية للحمض الأمينى ، فإنه يقوم بالوظيفة العكسية . فالتفاعل العلوى عكسى ، وخلال حمض الجلوتاميك يحتمل أن تفقد مجموعة الأمين كأمونيا ويدخل الهيكل الكربونى للحمض الأمينى فى دورة حمض الستريك كحمض ألفاكيتوجلوتاريك ، الذى يتأكسد حينئذ .

وتحدث قنطرة مماثلة تتضمن حمض الأسبارتيك وحمض الفيوماريك فى البكتريا ، ولكن يبدو أنها قليلة الأهمية فى الفطريات (Cochran, 1958)

التخليق الحيوى للحمض الأمينى : Amino Acid Biosynthesis

استخدام الطفرات ناقصة التغذية Utilization Nutrient - Deficient Mutants : قدم استخدام الطفرات الوراثية معلومات عن مسارات التخليق الحيوى للحمض الأمينى ، وفى حالات كثيرة ، قدم الكم الأعظم من المعلومات حول مسار تم تزويده بالتحليل الكيميائى والطيفى . وقد استخدم الفطر *Neurnospora crassa* باتساع فى هذه الدراسات .

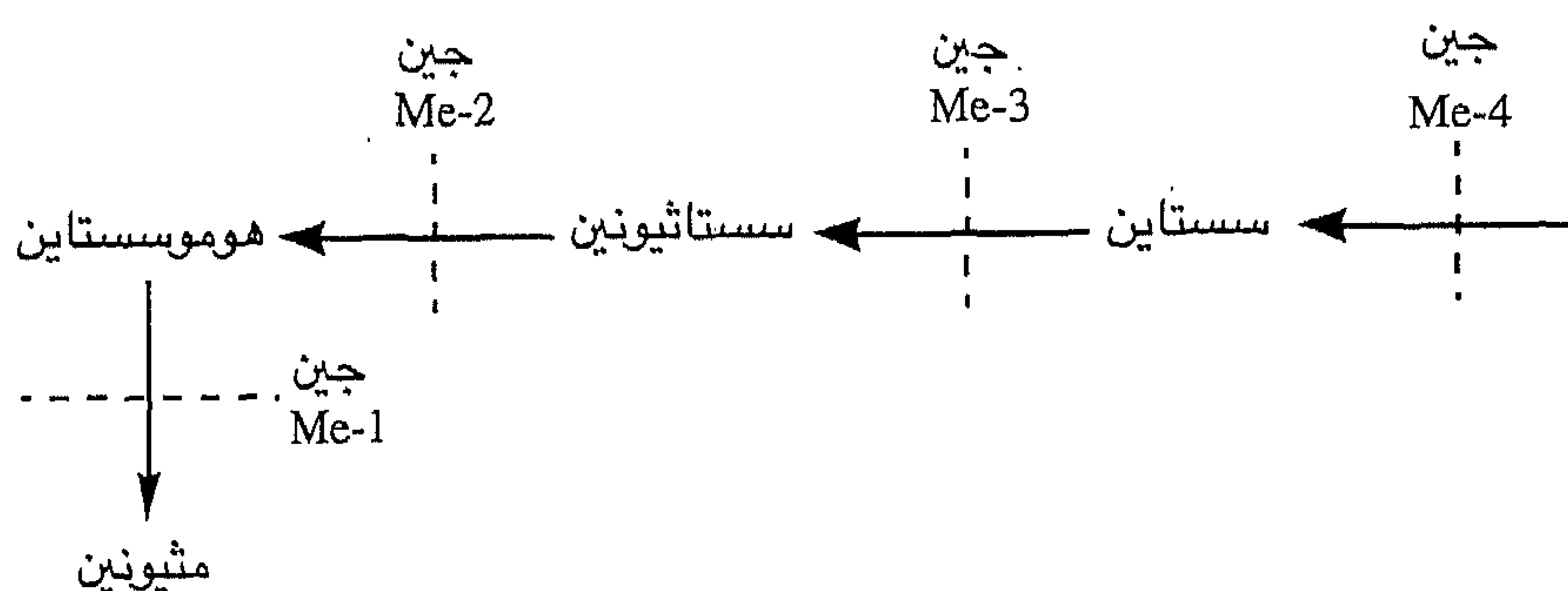
تستحدث الطفرات لأجل هذه الدراسات عادة باستخدام التشعيع بالأشعة فوق البنفسجية للجراثيم . تزرع الجراثيم على بيئة دنيا "كفاف" (تحتوى فقط على الحد الأدنى من المواد الغذائية الغير عضوية والفيتامينات التى تدعم نمو السلالة العادية). وأى جرثومة تفشل فى إعطاء أنبوبة إنبات تنقل إلى بيئة زائدة تحتوى على مواد غذائية كافية. فإذا كانت طفرة نقص الأرجينين هى الموجودة – مثلا – فإن البيئة المدعومة ستكون محتوية على الأرجينين . فإذا نبتت الجرثومة عندئذ ونمى الميلسيوم على البيئة المدعومة ، فإن ذلك يشير إلى أن السلالة تعانى نقصا فى عامل التغذية المعطى فى البيئة المدعومة .

وليست جميع الطفرات التى تعانى نقصا فى مادة غذائية واحدة هى مطابقات وراثية إذ قد تظهر اختلافا فى استجابتها للأغذية ذات العلاقة الكيمائية والتى قد تدعم نموها أولا. وكل طفرة تعانى نقصا وراثيا لا يسمح لها بتحويل مادة ما إلى مركب آخر فى تتابع التخليق الحيوى مما يؤدى إلى تكوين النقص فى المادة الغذائية . وأى مركب يأتى طبيعيا بعد السدة الوراثية سوف يدعم النمو إذا أضيف للبيئة ، حيث أن المنتج النهائى المطلوب يمكن تخليقه حينئذ . وأيضا إذا كانت السدة الوراثية تحدث ، بحيث يوجد مصدر المادة قبل السدة مباشرة فإنه لن يستهلك وبالتالى سيتجمع . والاختلافات الغذائية بين الطفرات يفترض أنها ترجع إلى سدود وراثية عند نقط مختلفة على طول جذر التخليق الحيوى .

نحن نعرض المسار الكيميائى الحيوى الأسهل للفهم باستخدام الطفرات المحتاجة للمثيونين (Horowitz, 1977) . وقد عرف أن كلا من السستاين والهوموسستاين هما مصدرين محتملين للمثيونين ، واتضح من تحليل المواد الغذائية المتجمعة فى مجموعة من الطفرات أن السيستاثيونين يحتمل أن يكون مصدرا ثالثا أيضا. والطفرات التى تعانى نقص المثيونين والتى حللت بواسطة Horowitz (1947) تشكل أربع مجموعات غذائية ، يحكم كل منها جين فردى. هذه المجموعات كانت :

١ - سلالة me - 1 ، التى تستطيع استخدام المثيونين فقط .
٢ - سلالة me - 2 ، التى تستطيع استخدام المثيونين والهوموسستارين .
٣ - سلالة me - 3 ، التى تستطيع استخدام المثيونين ، والهوموسستاين ، والسيستاثيونثين .
٤ - سلالة me - 4 التى تستطيع استخدام الميثونين ، والهوموسستاين ، والسيستاثيونين ، والسستاين .

وقد افترض أن الطفرات فى المجموعة ٤ بها سدة وراثية محكومة والتى لا تسمح بتخليق مادة المصدر الأول فى هذا التتابع . ولا يدعم السستاين نمو المجموعة ٣ ، رغم أن كل المركبات الأخرى تقوم بذلك ، وهذا يشير إلى أن السدة الوراثية فى المجموعة ٣ تمنع تحويل السستاين إلى مادة المصدر التالى ، والتى تضع السستاين كمادة مصدر أول فى هذا التتابع . وتدل أسباب مماثلة أن السيستاثيونين هو مادة المصدر التالى طالما أن المجموعة ٢ لا تستطيع استهلاك السستاين أو السيستاثيونين ، حيث يوجد كل منهما قبل الانسداد . وحيث توجد الطفرات التى تستطيع استخدام المثيونين فقط ، فيكون من الواضح أنه المركب الأخير فى التتابع . ويوضع الهوموسستاين بذلك فى الموضع قبل الأخير . ويمكن أن يبنى التتابع بذلك كالآتى :



التخليق الحيوى للأحماض الأمينية الأخرى :

Biosynthesis of Other Amino Acids

لقد ثبتت دورة الأورنوثين لأول مرة فى كبد الثدييات ، ولكنها وجدت أخيرا فى فطر *Neurospora crassa* من خلال استعمال الطفرات الغذائية فردية الجين (Fincham and Boylen, 1957 ; Srb and Horowitz, 1944) . وفى هذه

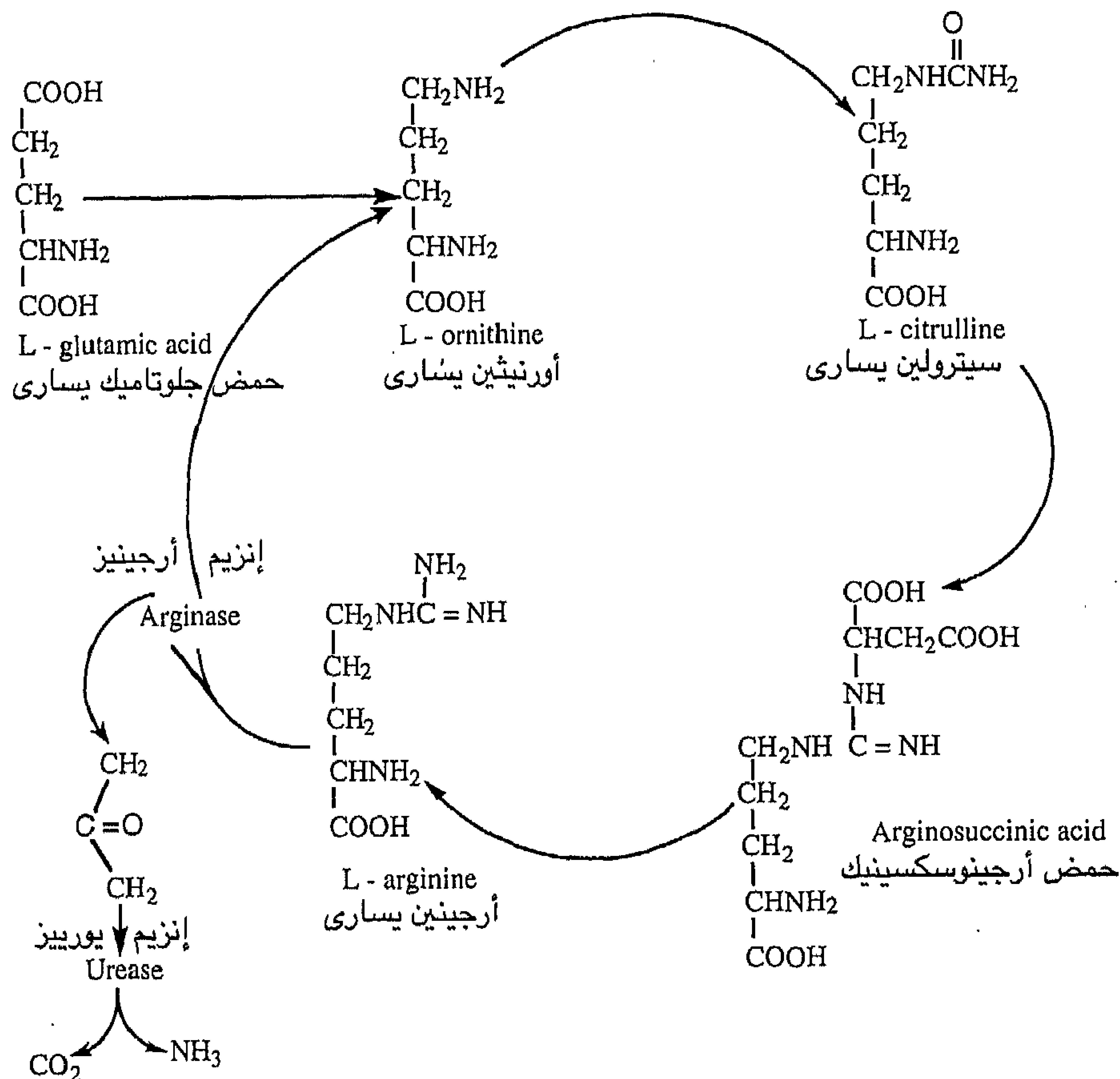
الدورة ، يتحول حمض الجلوتاميك إلى أورنوثين باختزال ونقل مجموعة الأمين (شكل ٣٧) . يتحول الأورنوثين إلى سيترولين بإضافة مجموعة $O = C - NH_2$ ، ويتحول السيترولين إلى أرجينين (من حمض أرجينوسكسنيك) عن طريق استبدال أكسجين هذا الكيتو بمجموعة NH = . ويحتمل أن يتحطم الأرجينين بإنزيم الأرجينيز فى الحيوانات ليعطى اليوريا (مركب أيضى نهائى) والأورنوثين ، الذى يمكنه بدء الدورة ثانية . ومثل الحيوانات ، يملك فطر *Neurospora* أيضا إنزيم أرجينز ولكن اليوريا المتكونة تتكسر بواسطة انزيمات إضافية (يوريز) لتكون ثانى أكسيد الكربون والأمونيا . ومن الواضح الآن أن دور دورة الأورنوثين فى *Neurospora* والفطريات الأخرى هو الامداد بالأرجينين لتخليق البروتين .

ذكرنا سابقا أن مسار حمض الشيكيميك ينتج عنه مركبات وسطية عطرية التى يحتمل أن تولد مركبات من أجل الأيض العطرى . ويعطى مسار حمض الشيكيميك أيضا الأحماض الأمينية تريبتوفان ، تيروزين ، وفنينيل ألانين ، بالاضافة إلى الفيتامين حمض ب – أمينوبنزويك . ويملك كل هؤلاء نواة عطرية. وسلالة *Neurospora crassa* التى تعانى نقصا فى حمض ب – أمينوبنزويك ، تريبتوفان ، تيروزين ، وفينيل ألانين سوف تنمو إذا كان حمض الشيكيميك متاحا . (Tatum *et al.*, 1954)

مركبات النيتروجين فى الفطريات : Nitrogen Compounds of fungi

المركبات النيتروجية ذات الوظيفة : Functional Nitrogen Compounds

كما فى الكائنات الأخرى ، يعتبر النيتروجين مركبا هاما لبروتوبلازم الفطريات. وفى حصر للفطريات المنزرعة ، كانت النسبة المئوية للنيتروجين فى



شكل (٣٧) : دورة الأورنيثين فى *Neurospora*

الوزن الجاف تتباين بين ٢٧ر٢ ٪ فى الفطر *Coprinus radicans* إلى حوالى ١٣ر٥ ٪ فى الفطر *Trichoderma lignorum* (Heck, 1929) . وكمية النيتروجين التى تشترك فى تكوين البروتوبلازم تختلف بحسب الظروف البيئية وعمر الميلسيوم. ويكون محتوى النيتروجين أكثر ما يمكن عندما يكون النيتروجين المتاح جاهزا فى البيئة ، خاصة كأملاح أمونيوم . ويتميز الميسليوم صغير العمر باحتوائه على النيتروجين بنسبة أعلى من الميسليوم المسن .

وحوالى ٦٠ - ٧٠ ٪ من النيتروجين الكلى فى الخلية الفطرية يكون بروتينا. أما النيتروجين الذى لا يوجد فى صورة بروتين فيكون كأحماض نووية ، شيتين ، ومركبات أيضية غير ضرورية .

مركبات الأيض النيتروجينية غير الهامة :

Miscellaneous Nitrogen Metabolites

تنتج الفطريات أعدادا كبيرة من المركبات الأيضية النيتروجينية غير ذات القيمة الواضحة للفطر. نناقش بعض هذه الأمثلة ، والتى ستناقش فى أماكن أخرى فى هذا الكتاب والتى تعتبر مؤشرات للتباين الواسع لهذه المركبات التى تكونها الفطريات .

فالأمونيا ومشتقاتها التى يحل محل ذرة هيدروجين أو أكثر فيها مجموعة ألكيل (الأمينات) هى من المركبات شائعة الحدوث فى الفطريات. ويبدو أن العديد من الأمينات تشتق بنزع مجموعة الكربوكسيل من حمض أمينى. وأبسطها هو ميثيل آلانين (CH_3NH_2) ، والذى وجد فى ٢٢ فطرا فى حصر لـ ١٠٥ نوعا (وكان كثيرا كثمانية أمينات وجدت فى أنواع فردية) (Birkins haw, 1965) . ومشتق هيدوكسيلى لأمين ، إيثانول أمين ($H_2NCH_2 - CH_2 OH$) ، يمكن أن يتحول إلى مركب أيونى بالأحلال مع مجموعة رابعة. وهذا المركب الأيونى هو الكولين : $(CH_3)_3N^+ CH_2CH_2OHC(Cl^-)$.

والكولين هو المركب الأب للموسكارين والموسكاريدين ، وهما سمين من فطر *Amanita muscraria* (الفصل الثامن) .

والمركبات الأيضية النيتروجينة الغير حلقية الأخرى هى جزيئات معقدة تتكون

من وحدات عديدة . وهذه تشمل السلاسل الببتيدية القصيرة التى تبنى كلية من إلأحماض الأمينية والجزيئات الخليطة من الأحماض الأمينية والأحماض العضوية الخالية من النيتروجين ومركب ليكوماراسمين ، الذى يحدث الذبول فى أمراض النباتات المتسببة عن الفطر *Fusariam* ، هو جزئ من هذا الطراز الأخير (الفصل السادس) .

وعدد من ناتجات الأيض النيتروجينية يكون الحلقات ، وتشمل هذه أفرادا ذات خمس أو ست حلقات. وأكثرها أهمية لنا هى ناتجات الأيض التى تحتوى على نواة الاندول . وتشمل ناتجات الأيض ذات الاندول المركبات الفعالة فى فطريات الهلوسة سيلوسين وسيلوسيبن ، قلويدات الارجوت ، والسمّين فاللويدين وفاللوين الناتجين بواسطة الفطر *Amanita phalloides* (الفصل الثامن) .

وعديد من المضادات الحيوية عبارة عن مركبات نيتروجينية متابينة الحلقات والتى تتضمن ذرة كبريت أو كلورين . ومن بين هذه البنسلين والجريسيو فلڤين (أنظر الفصول ٥ ، ٦ ، ٨) .

أيض الدهن : Lipid Metabolism

تشمل الدهون مجموعة متنوعة من المركبات التى تذوب فى المذيبات العضوية غير القطبية . ويحتوى العديد من الليبيدات على الجليسرول ، الذى يمكن أسترته بواحد ، اثنين ، أو ثلاثة أجزاء حمض دهنى ليكون على التوالى جليسريدات أحادية ، ثنائية ، أوثلاثية (وتسمى هذه بالدهون المتعادلة). وتحتوى الفوسفوليبيدات أيضا على الجليسرول ، حيث أن هذه المركبات هى مشتقات فوسفات الجليسرول . ودهون أخرى ، متضمنة السيتيرولات ، قد تفتقر إلى

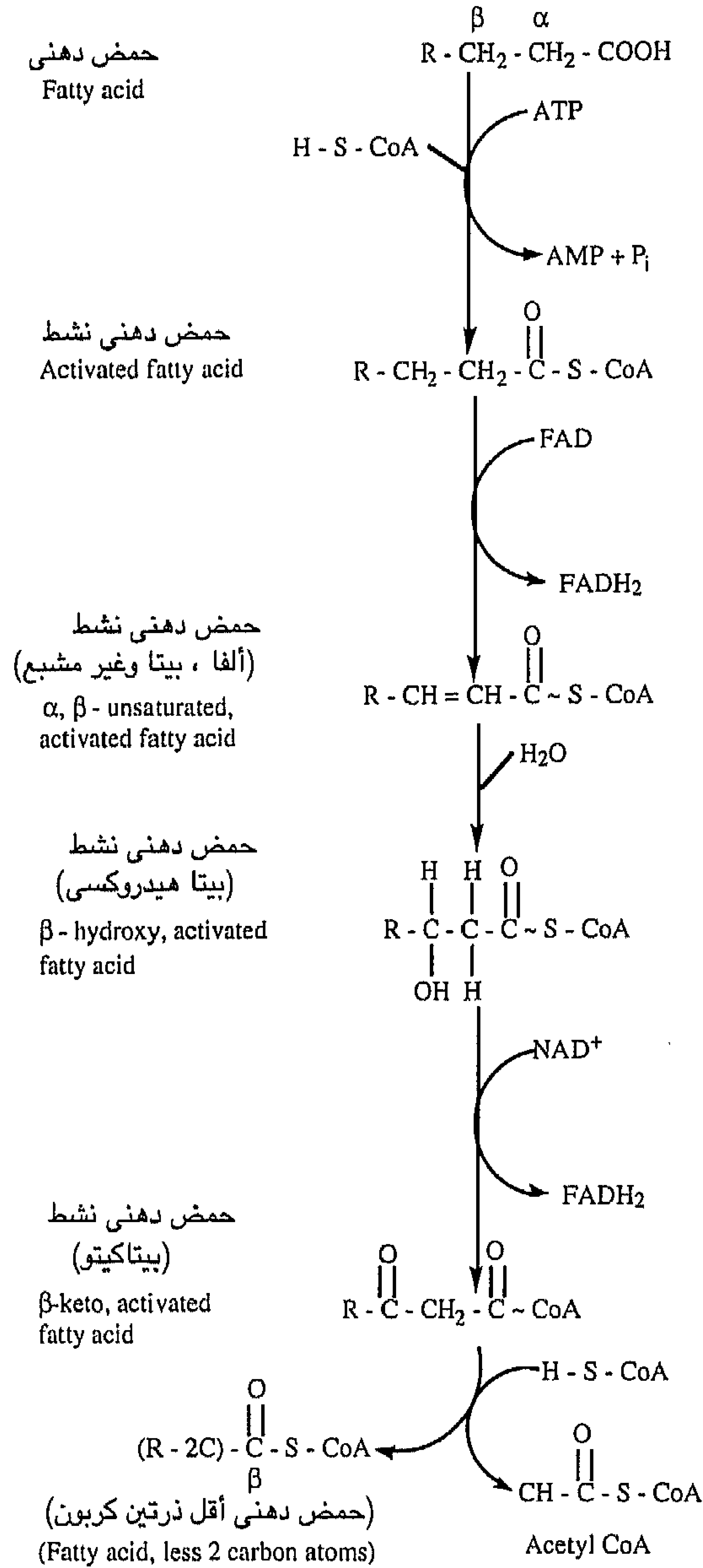
الجليسرول . وقد تكون الدهون أيضا متحدة فى الطبيعية مع مركبات أخرى من البروتينات ، الأحماض الأمينية أو عديدات التسكر .

هدم الدهن : Lipid Catabolism

تخدم الدهون أحيانا كمصدر للطاقة والكربون للفطريات. والفطريات عادة لا تحتاج إلى مصدر خارجى من الدهون ، حيث أنها قادرة على تخليق خاصتها منها ، وعادة لا تضاف الدهون إلى البيئة المزرعية . وإضافة الدهون أو الأحماض الدهنية إلى البيئة المزرعية قد يشجع نمو بعض الفطريات ؛ فمثلا ، بعض البوليتات التى يصعب تنميتها طبيعيا فى المزرعة يمكن أن تنمو بصورة أفضل إذا أضيف زيت أحد الخضروات (Schisler and Volkoff, 1977) . وتحتاج الخميرة *Pityrosporum ovale* فعلا لمصدر خارجى من الدهن (Hunter and Rose, 1971) . وتنتج الفطريات الجليسريدات الثلاثية ، التى تخدم كمصدر للطاقة عند الحاجة (على سبيل المثال ، عند إنبات الجراثيم) . والجليسريدات الثلاثية تظهر أيضا بصفة خاصة وتشكل كمية فى الطبقات التحتية التى تنمو عليها الفطريات .

يحدث تحلل مائى للجليسريدات الثلاثية بإنزيم الليبيز فينطلق الجيسرول والأحماض الدهنية الثلاثة. يدخل الجليسرول الجليكوليسز بعد فسفرته وأكسدته إلى –٣ فوسفو جليسرالدهيد وأحماض دهنية . ويجب أن يحدث تكسر آخر للأحماض الدهنية قبل امكانية استهلاكها .

والأحماض الدهنية طبيعية الحدوث ذات سلسلة مستقيمة وذات عدد محدد من ذرات الكربون . وذرة الكربون التالية لمجموعة الكربوكسيل هى الذرة ألفا ، بينما

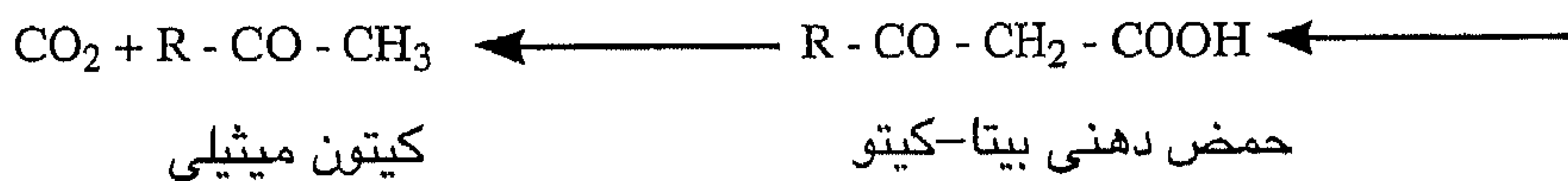


شكل (٣٨) : أكسدة من النوع بيتا لحمض دهنى كما تحدث فى الحيوانات . وفى الفطريات ، يحدث مسار قريب من ذلك ويتضمن حمض دهنى بيتا - كيتو . أنظر النص .

الذرة الثانية تكون الذرة بيتا. وهدم الحمض الدهنى أساسا هو تتابع أكسدة ذرة الكربون بيتا. (شكل ٣٨) .

وفى الحيوانات ، يبدأ هدم الحمض الدهنى بتنشيط جزئ الحمض برابطة مع جزئ من كوإنزيم أ (مرافق إنزيم أ) فى وجود ATP (أدينوزين ثلاثى الفوسفات). ينزع الهيدروجين حينئذ من هذا الجزىء المنشط (بواسطة FAD كحامل للهيدروجين) وذلك بإزالة ذرة هيدروجين من كل من ذرتى الكربون ألفا ، بيتا مكونة بذلك رابطة زوجية غير مشبعة (-C = CH-) والخطوة التالية هى إضافة الماء ، منتجة مجموعة كحولية على ذرة الكربون بيتا ، التى تتأكسد بعد ذلك بحمض دهنى بيتا - كيتو (أكسدة من النوع بيتا) . ومستقبل الهيدروجين فى هذا التفاعل الأخير هو NAD . يتفاعل الحمض الدهنى بيتا - كيتو بعد ذلك مع جزىء ثان من مرافق انزيم أ وينتج أسيتيل كوانزيم أ وحمض دهنى منشط أقل ذرتين كربون عن الحمض الدهنى الأصلى . تحدث عمليات أكسدة متتابعة من النوع بيتا حتى تبقى أجزاء من ذرتين كربون . وتدخل جزيئات أسيتيل كوانزيم أ التى تكونت فى دورة حمض الستريك .

وفى الفطريات ، يتم هدم الحمض الدهنى غالبا فى صورة مشابهة حتى نقطة تكون الحمض الدهنى بيتا - كيتو ، ولكن الحمض الدهنى بيتا - كيتو يحتمل أن تنزع منه مجموعة كربوكسيل ليكون كيتون ميثيلى ذو ذرة كربون واحدة أقل من الحمض الدهنى الأصلى ، مثل :



وهذه الكيتونات الميثلية تتكون فى الجبن المصنعة بالفطريات ، وفى زيوت الطعام التى هاجماتها الفطريات ، ربما بواسطة ميكانيكية نزع السموم (Cochran, 1958) . وإذا حدثت أكسدة تامة لأجزاء الأسيتيل ، فيمكن استخدام هذه الأجزاء فى دورة حمض الجليوأكساليك .

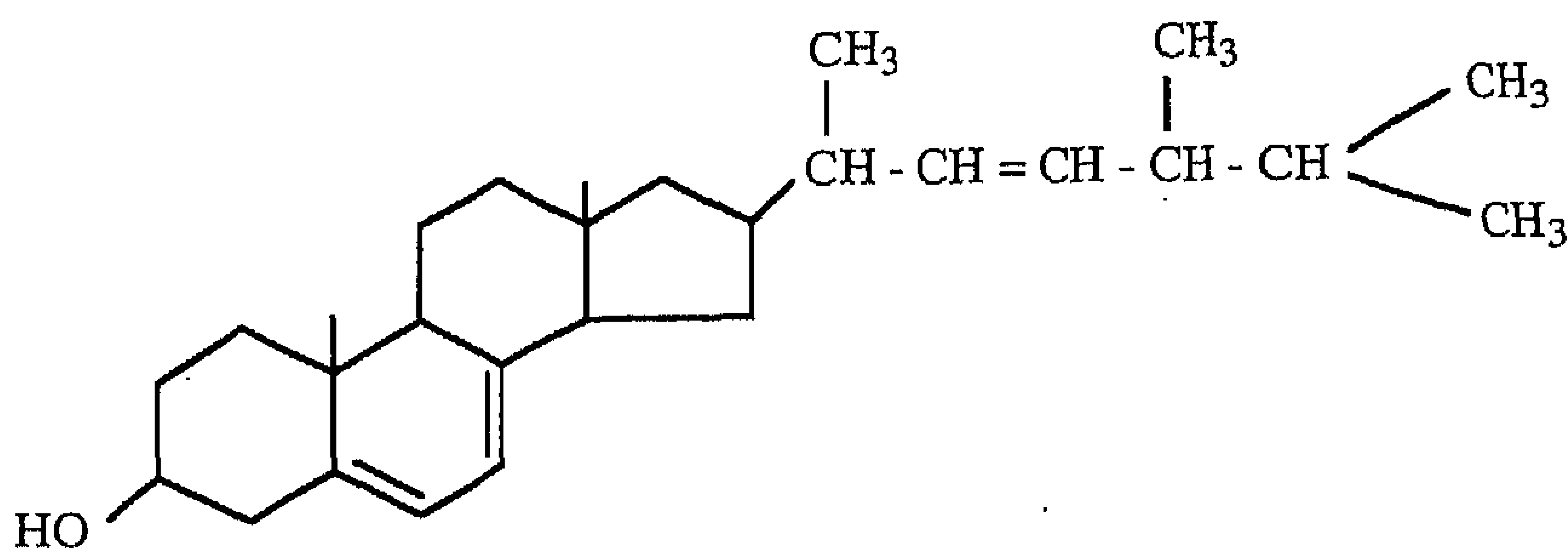
وإنزيمات الأكسدة من النوع بيتا للأحماض الدهنية ، وكذلك تلك الخاصة بدورة حمض الجليوأكساليك ، تكون موجودة فى أجسام دقيقة متخصصة ، الجليوأكسيسومات . وهذا الإرتباط الوثيق مفيدوظيفيا لأن وحدات الأسيتيل المشتقة من الأكسدة إلى الأحماض الدهنية يتم أيضها مرة أخرى عن طريق دورة الجليوأكساليك (Brennan and Lösel, 1978) .

ومن غير المتوقع ، أنه يوجد أحيانا ارتباط وثيق بين أطوار خاصة من دورة الحياة حيث يفضل فيها الفطر استعمال دورة حمض الجليوأكساليك والتى يحدث فيها أيض مخزوناتها الدهنية . وقد وجد ذلك فى الجراثيم الهدبية المتحركة للفطر *Phytophthora erythroseptica* وعند إنبات الجراثيم (Brennan and Lösel, 1978) .

الدهون المنتجة بواسطة الفطريات : Lipids Produced by Fungi

تستطيع الفطريات تخليق نوعيات متعددة من الدهون مثل الكائنات الأخرى . وهذه تشمل الدهون المتعادلة ، الفوسفوليبيدات ، والستيرولات ، وغيرها . ويتأرجح المحتوى الدهنى فى الفطريات كثيرا كاستجابة للعمر ، مرحلة النمو ، والظروف المزرعية . ويتراوح المحتوى الدهنى فى الخميرة عادة بين حوالى ٧ ٪ إلى ١٥ ٪ من الوزن الجاف ، فى حين يكون ذلك النطاق فى الفطريات الخيطية

من ٦ ٪ إلى ٩ ٪ عند تنميتها تحت ظروف مناسبة (Brennan and Lösel, 1978) . وعلى أى حال ، فالمحتوى الدهنى ٢٠ ٪ من الوزن الجاف للفطريات يعتبرشائعا ، كما أن المحتوى الدهنى قد يكون كثيرا ليصل إلى ٥٠ ٪ من الوزن الجاف (Cochran , 1958) . وبعض الخمائر التى تجمع تركيزات عالية غير طبيعية من الدهون (تصل إلى ٦٠ ٪ من وزنها الجاف) يمكن أن تكون مفيدة تجاريا فى إنتاج هذه الدهون (Hunter and Rose, 1971) . وعموما فالجيسريدات وما تحتويه من أحماض دهنية تشكل جزءا كبيرا من الليبيدات المنتجة بالفطريات . وقد تكون الأحماض الدهنية كثيرة جدا لدرجة تصل إلى ٨٨ ٪ من تركيب الدهن ، ومن بين هذه ، تظهر الأحماض الدهنية ذات ١٦ ، ١٨ ذرة كربون ، الأحماض الدهنية غير المشبعة (خاصة أوليك ، لينوليك) السائدين (Cochron, 1958) . والستيرولات يحتمل أن تنتج بواسطة جميع الفطريات ، ولكن كمية الستيرولات . تكون عادة حوالى ١ ٪ أو أقل من الوزن الجاف . والستيرول الذى يوجد عادة بكمية كبيرة هو إرجيسترول (شكل ٣٩) ، الذى لوحظ لأول مرة فى الأجسام الحجرية لفطر الإرجوت *Claviceps purpurea* (Weete, 1973) .



شكل (٣٩) : إرجيسترول

وتقوم الليبيدات بوظائف متنوعة فى الفطريات . فقد تخدم الليبيدات كمخزون للطاقة ، وقطيرات الزيت تلاحظ غالبا وبصفة خاصة فى الخلايا سريعة النمو والتى تمد بسكريات زائدة وفى الطرز المختلفة للتراكيب التكاثرية وكذلك جراثيمها . والمحتوى الأعظم لمخزون الدهون هذه يحتمل أن يتكون من الجليسريدات الثلاثية . والليبيدات أيضا هى مركبات هامة فى الأغشية الخلوية ، التى تتضمن الغشاء البلازمى ، الشبكة الإندوبلازمية ، وأغشية العضيات . وقد تشكل الدهون جزءا كبيرا يبلغ ٣٠ ٪ إلى ٥٠ ٪ من هذه الأغشية (Weete, 1974) . ومعظم الليبيدات داخل الأغشية هى فوسفو ليبيدات وهى مكونات رئيسية فى الأغشية الخلوية ، حيث تقوم بوظيفة نقل الأيونات عبر الأغشية ، كما تشترك فى التعضى الوظيفى لعدد من النظم المعقدة داخل الأغشية (مثل نظام نقل الالكترونات داخل الغشاء الميتوكوندرى) (Brennan and Lösel, 1978) . وفى تجارب على أنواع مختلفة من الخمائر عرضت لأشعة فوق بنفسجية ، لوحظ أن الأحماض الدهنية طويلة السلسة أو الستيرولات سوف تحدث الشفاء للبعض، وليس لكل الأنواع . وأدى هذا إلى الاقتراح بأن الستيرولات التى تحدث طبيعيا فى الأغشية يمكنها أن تؤدى إلى الشفاء من التعرض للأشعة فوق البنفسجية (Sarachek and Higgins, 1972) . وتوجد الليبيدات أيضا فى جدر الخلايا الفطرية وتشكل غطاءا على الجراثيم ؛ وهى قد تقوم بوظيفة وقائية ، أو حفظ من الماء . وكما ذكر فى الفصل الثانى (الجزء الأول) ، تنتج بعض الفطريات هرمونات جنسية . وثلاثة من أشهرها معرفة (سيرينين ، أنثريديول ، حمض تراى سبوريك) وهى ليبيدات . وكما يشير الاسم ، فإن الأنثريديول هو ستيرول (Brennan and Lösel, 1978) .

وتنتج الفطريات عددا من نواتج الأيض الدهنية غير ذات وظيفة واضحة . وهذه تشمل الأحماض الدهنية التى لا تستخدم فى تخليق الدهن ، والليبيدات المعروفة جيدا ، سيفالين الفوسفاتيدات ، الليسيثين (وهى ليبيدات تحتوى على النيتروجين والفوسفور) ، السريبرينات (الليبيدات النيتروجينية) وبعض الستيرولات . والسريبرينات قد تشكل ٢ ٪ إلى ٣ ٪ من الوزن الجاف وهى ناتجات نهائية للهضم الذاتى لبعض الليبيدات الغشائية المعقدة . والصبغات الصفراء (الكاروتينات) (شكل ٣٣) ، تظهر غالبا فى الفطريات .

الفصل الثالث

التكاثر
Reproduction

التكاثر هو إنتاج أفراد جديدة – لأول مرة – بطرق جنسية أولا جنسية . ويتضمن التكاثر الجنسى دورة من الاندماج البلازمى (تتم عادة بواسطة الأمشاج (الجاميطات) أو الحوافظ المشيجية) متبوع بإتحاد نووى وإنقسام ختزالى عند نقط منتظمة فى دورة الحياة . وهذه الدورة لا توجد فى التكاثر لاجنسى . وتشمل التراكيب التكاثرية فى الفطريات الأمشاج ، الحوافظ لمشيجية ، الجراثيم ، والثمار الجرثومية . ويتم التحكم فى تكوين هذه التراكيب وكذلك سلوكها بعوامل وراثية ، هرمونية ، غذائية ، وبيئية .

وعلى مستوى الخلية ، يكون التكاثر مصحوبا بتغيرات فى الأدوار الفسيولوجية للفطر . وقد تكون عوامل داخلية أو خارجية هى المسببة لتوقف النمو الخضرى وبذلك يبدأ إنتاج التراكيب التكاثرية . وخلاصة الميكانيكيات الكيميائية الحيوية المسئولة عن هذا التغير غير معروفة عموما ، ولكن دراسات أجريت لبعض التغيرات الفسيولجية المصاحبة لهذا التغير . وتحدث معظم

التغيرات إما فى مسار أو معدل التنفس وكذلك فى نشاط مختلف الانزيمات . وتحدث تغيرات أيضا فى مستوى المحتويات الخلوية مثل DNA ، RNA ، أو البروتين . وتوجد أمثلةلهذه التغيرات الداخلية في الفصل السابق (العوامل المؤثرة على التنفس فى الفطريات) ، كما سيأتى ذكرها لاحقا فى هذا الفصل (تحت عنوان تركيز البيئة) .

التكاثراللاجنسى : Nonsexual Reproduction

يحدث التكاثر اللاجنسى - فى معظم الكائنات - عندما ينتج أب فردى أبناءا دون الاتصال النووى مع الأب الثانى . ونموذجيا ، لا يحدث تغير نووى ، وأن الأبناء هم صورة وراثية مطابقة للأب . وفى الحقيقة ، أخذ الزراعيون السبق فى ذلك بتثبيت خطوطا طويلة بالطرق اللاجنسية من نبات مع التجميع الملائم لجنس ما . وإذا كانت الأبناء مشتقة بواسطة الطرق الجنسية ، فإن التجمع المناسب للصفات سيتغير غالبا وبالتأكيدخلال إعادة التوافق فى الانقسام الاختزالى والتربية الخارجية . وثبات التكاثر اللاجنسى يحتمل فى بعض الأوقات أن يكون مفيدا للكائن ، ولكن فى أوقات أخرى لا يكون فالأبناء المتطابقة وراثيا مع آبائها هى عادة مهيأة جيدا لبيئة بعينها ، حيث أن أى أفراد ضعيفة التكيف لن تبنى لتعطى أبناءاً بعدها . وطالما تظل البيئة ثابتة ، ستبقى فائدة الثبات الوراثى للتكاثر اللاجنسى . ولكن إذاتغيرت الظروف البيئية ، فإن هذا الثبات لن يسمح بالتكيف الوراثى فى الظروف المتغيرة مالم تأخذ الطفرات مكانها . وفى غالبية النباتات والحيوانات ، يحدث التباين الوراثى غالبا كنتيجة للتكاثر الجنسى.

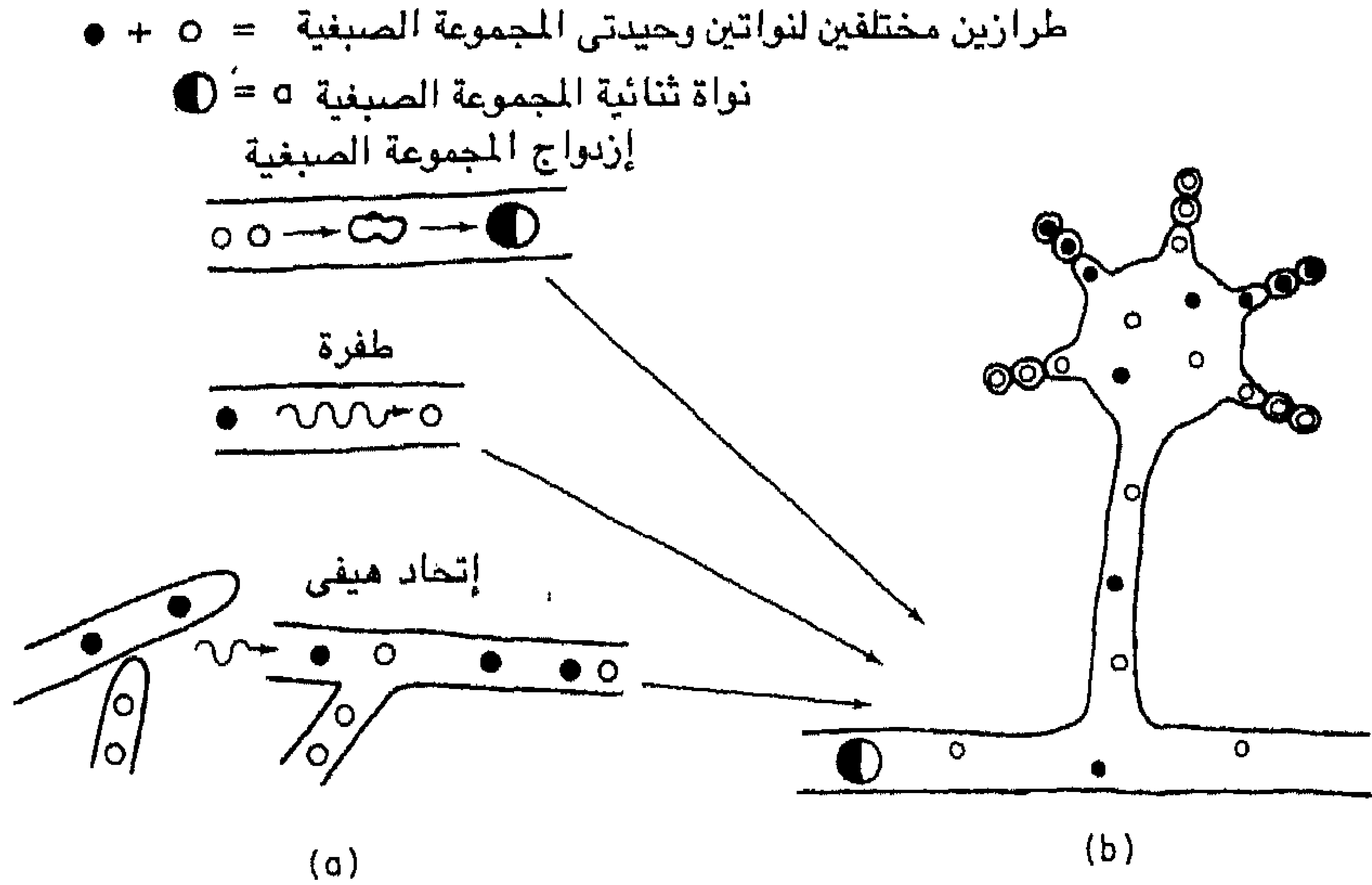
ويستبعد من النقاش السابق غالبية الفطريات ، حيث توجد ميكانيكية فريدة من نوعها للتباين الوراثى وتكون علاقة منتظمة للتكاثر اللاجنسى فى فطريات

عديدة . هذه الميكانيكية هى تباين الأنوية heterokaryosis ، التى تكون مصحوبة غالبا بالدورة التزاوجية الجانبية parasexual cycle .

التباين النووى : Heterokaryosis

تباين الأنوية هو ظهور طرزا مختلفة فى نفس الميسليوم (المتباين النووى the heterokaryon) وقد تنشأ المتباينات النووية من خيط فطرى يملك طرازا نوويا واحدا فقط (مفرد نووى mono karyon) . والمفرد النووى قد ينتج عنه متباين نووى عن طريق (١) طفرة لنواة فى الميسليوم ، بهذا تصبح تلك النواة غير مماثلة للأنوية الأخرى ؛ (٢) إتحاد هيفا مع أخرى يتبعها هجرة الأنوية والسيتوبلازم من هيفا إلى أخرى ؛ (٣) إتحاد نووى لأنوية أحادية المجموعة الصبغية لتكون أنوية ثنائية المجموعة الصبغة داخل الميسليوم (إزدواج المجموعة الصبغية diploidization) (شكل ٤٠) . وكل من الطفرة وإزدواج المجموعة الصبغية يمكن أن يحدثا بسهولة ، وكما رأينا من مناقشاتنا فى الدورات الجنسية ، يحدث الاتحاد الهيفى كثيرا فى الفطريات . وهذه الحالات يمكن أن تحدث فى أى توافق ، فمثلا ، المتباين النووى الذى نشأ باتحاد هيفى يمكن أن يحتوى على أنوية طبيعية أو متطفرة من كلاالأبوين ، وهذه الأنوية يمكن أن تظهر فى الحالة أحادية المجموعة الصبغية أو ثنائية المجموعة الصبغية بالاتحاد النووى بين أنوية متماثلة أو غير متماثلة . والأنوية فى المتباين النووى يمكن أن تنقسم إلى أى رقم من الأجيال النووية .

ولكن هذه الأنوية فى النهاية تنفصل إحداها عن الأخرى ، عندما تتكون جراثيما لا جنسية ، وحيدة الأنوية . وعند الانبات ؛ستعطى هذه الجراثيم ميسليومات ذات طرز نووية فردية . وبعض الفطريات تنتج جراثيما ثنائية – أو



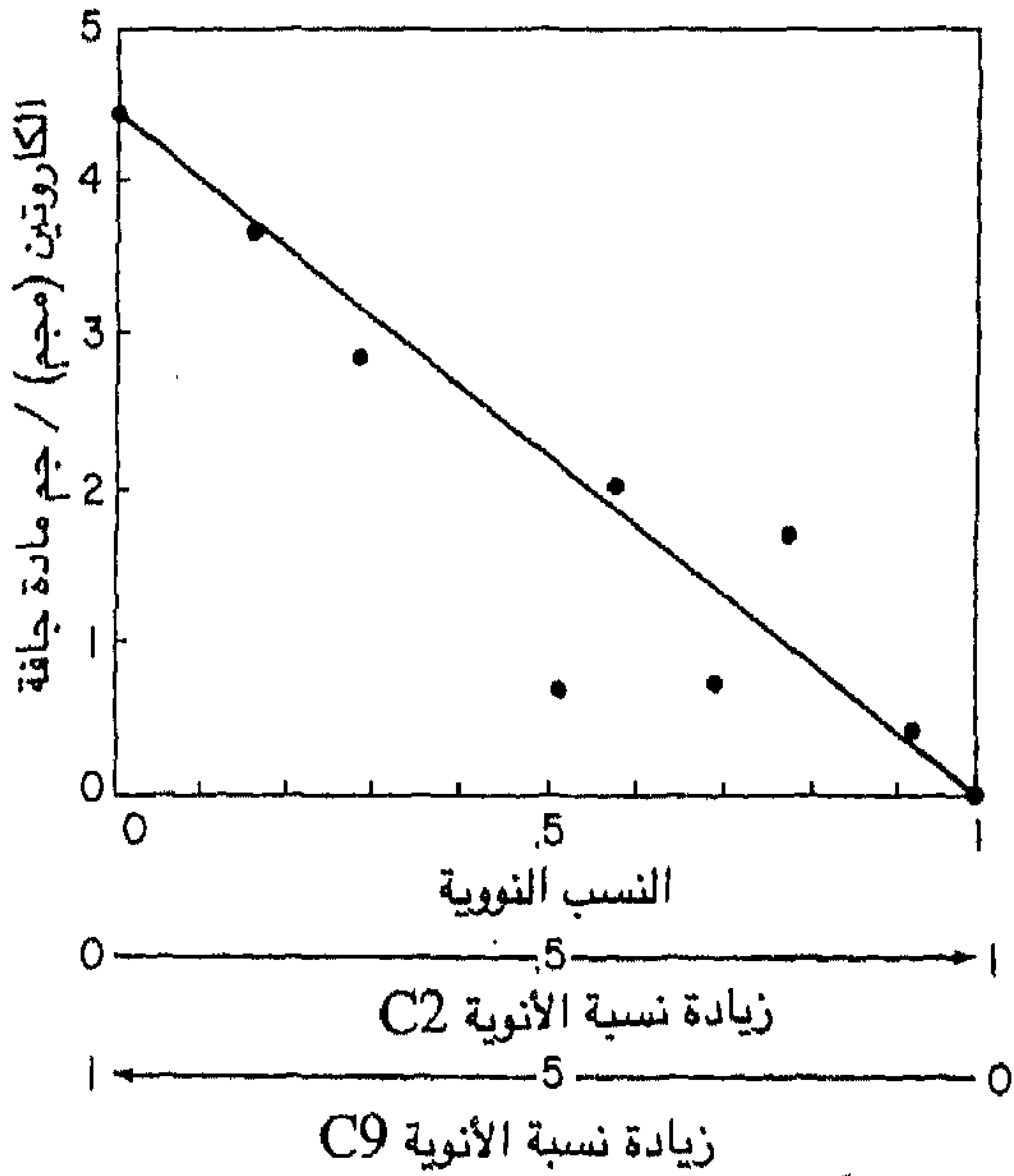
ـكل (٤٠) : (a) تكوين المتباين النووى بواسطة الميكانيكيات المختلفة . (b) تحطم المتباين النووى ى يحدث بالتجرثم عندما تنعزل الأنوية كل على حدة داخل الجراثيم .

ـديدة الأنوية والتى سينشأ عنها متباين نووى إذا كانت الأنوية فى الجرثومة من طـ ز متباينة .

ؤدى تكوين المتباين النووى إلى مجموعة كبيرة من التباين الوراثى للميسليوم . ومن ناحية الشكل الخارجى ، فيحتمل أن يختلف ميسليوم المتباين النووى عن طرزه الأبوية ، حيث قد يحتوى على سيتوبلازم من مصادر مختلفة وكذلك أنوية مختلفة وراثيا . وفى الفطريات ، كما فى الكائنات الأخرى ، قد يحمل السيتوبلازم محددات وراثية وتكون أحيانا مسئولة عن التأثير على الشكل الخارجى . ويتحدد الشكل الخارجى لمتباين نووى ما بالتفاعل بين جميع طرز الأنوية والسيتوبلازم ، كما يتأثر الشكل الخارجى أيضا بالأعداد النسبية لمختلف الأنوية . ومن المهم التحقق من أن طرازا نوويا فرديا يمكن أن يحدث بأى

تردد ، يتراوح من صفر ٪ إلى ١٠٠ ٪ من مجموع الأنوية الموجودة داخل الميسليوم . ولهذا السبب فإن أليلا محمولا بطراز نووى محدد يمكن أن يحدث فى نطاق واسع من الجرعات(١ ٪ إلى ٩٩ ٪) فى المتباين النووى . وإذا كان هذا الأليل يحكم استجابة خارجية خاصة ، فإن هذه الاستجابات ستظهر أيضا نطاقا مرنا بالتالى (شكل ٤١) . هذا التباين فى الأعداد النسبية النووية يسمح بظهور أشكال خارجية أكثر جدا عن تلك التى تحدث طبيعيا فى الكائنات ثنائية المجموعة الصبغية النموذجية ، حيث أن أليلا معينا يكون ممثلا بجرعات ١٠٠ ٪ ، ٥٠ ٪ ، أو صفر ٪ فى النواه ثنائية المجموعة الصبغية (باعتبار التمثيل النسبى للرمز A فى AA ، Aa ، أو aa ، على سبيل المثال) .

والتفاعل بين الأنوية يصبح هاما بصفة خاصة إذا كانت الأنوية ذات نقص كيميائى حيوى وغير قادرة على توجيه التخليق لڤيتامين مطلوب ، حمض أمينى أو



شكل (٤١) : علاقة إنتاج الكاروتين إلى النسب النووية فى المتباين النووى للفطر *Phycomyces blakesleeanus* . سلالة الطفرة البيضاء C2 غير قادرة على تخليق الكاروتين ، فى حين السلالة البرتقالية C9 تنتج الليكوبين (أحد الصبغات الكاروتينية) . كلا الطفرتين تعانى نقصا إنزيميا ، ولكن عند تجمع الأنوية سويا فى المتباين النووى ، يحدث التكامل ويحتمل تحول الليكوبين إلى صبغات كاروتينية أخرى (جاما كاروتين ، بيتا كاروتين) . السلالة البرية تملك كميات كبيرة من بيتا كاروتين .

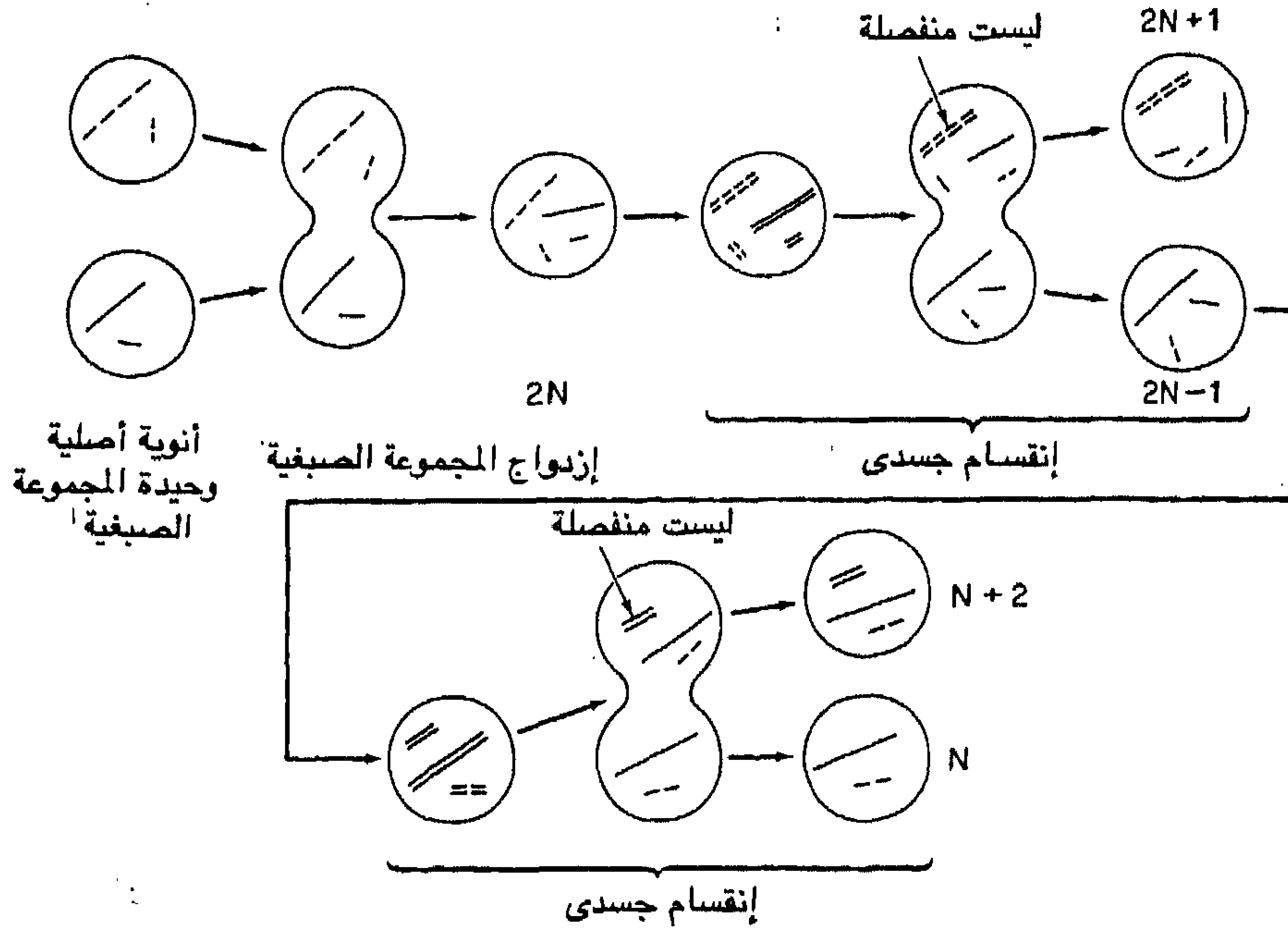
عامل نمو آخر . تخيل ، على سبيل المثال ، أن ميسليوما يحتاج إلى إمداد خارجى من الثيامين ولكن لا يحتاج إلى الحمض الأمينى ليوسين ، وأنه يتحد مع ميسلوم آخر يحتاج إلى مصادر خارجية من الليوسين ولكنه يستطيع تخليق الثيامين . إن المتباين النووى الناتج ، حينئذ ، سيحتوى على أنوية يمكنها التحكم فى التخليق الحيوى لأى من الثيامين أو الليوسين . يأخذ التكامل مكانه ، ويوجه أحد طرازى الأنوية تخليق الثيامين فى حين يوجه الطراز النووى الآخر تخليق الليوسين . ويكون كل طراز نووى قد كوفيء لنقصه فى الآخر ، ويكون المتباين النووى الناتج ليس فى حاجة إلى إمدادات خارجية من أى من الثيامين أو الليوسين . والمتباين النووى الذى يحدث به تكامل يملك نطاقا واسعا من المرونة الفسيولوجية . والفطر قد" يخزن" طرازا نوويا والذى لا يستطيع البقاء وحده فى الظروف البيئية السائدة ، ولكن بتغير هذه الظروف ، قد يكون هذا الطراز النووى ضروريا لبقاء المتباين النوى . قد يسمح الفطر بأخذ نفع من مصادر غذائية جديدة ، مثلا ، باستخدام الطاقات الأيضية للنواة المخزنة . وهذه تكون متميزة بصورة خاصة لأن ذلك يمكن أن يحدث دون التأخير للمرور فى دورات جنسية وانتخاب طرزا نووية ملائمة . وإذا حدث التغير البيئى ؛ فإن فرص بقاء الفطر تزداد بأن يملك مخزونا وراثيا كبيرا والذى عن طريقه يمكنه أن يرسم مادة التكيف .

الدورة التزاوجية الجانبية : Parasexual Cycle

تأخذ الدورة التزاوجية الجانبية مكانها داخل المتباين نووى . والدورة التزاوجية الجانبية هى تتابع يتضمن : (١) تكوين المتباين النووى ، (٢) إزدواج المجموعة الصبغية فى الأنوية ، (٣) إعادة مخزون الأنوية ثنائية المجموعة

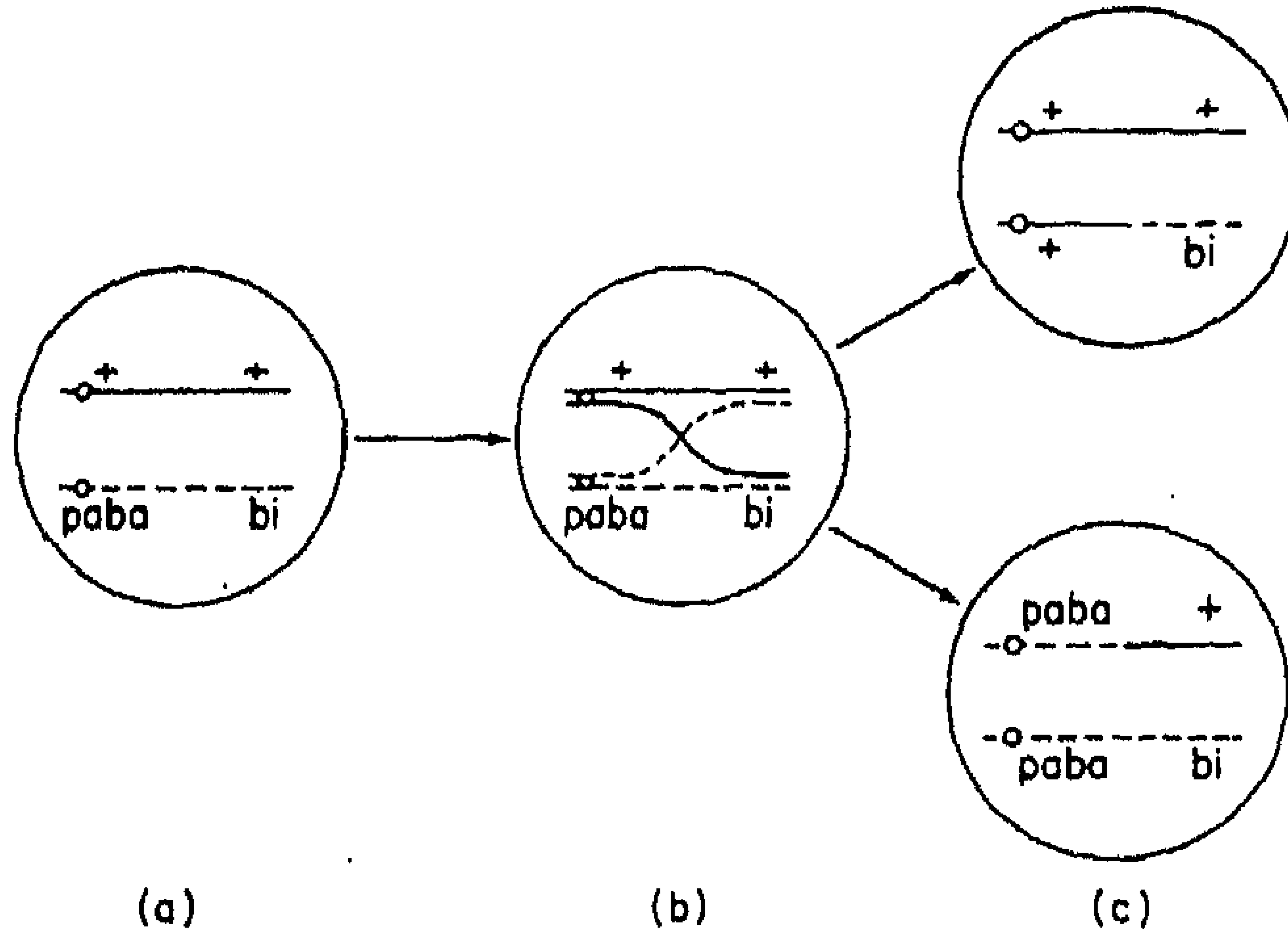
الصبغية إلى حالتها أحادية المجموعة الصبغية (تفريد المجموعة الصبغية) (شكل ٤٢) . ويتضمن تفريد المجموعة الصبغية سلسلة انقسامات جسدية غير متماثلة وغير منتظمة تحدث للأنوية ثنائية المجموعة الصبغية . وعموما ، فإن الأنوية الناتجة من الانقسامات الجسدية تكون ذات أعداد غير متساوية من الصبغيات لأن الكروماتيدات المتماثلة تفشل فى الانفصال (فهى غير متباعدة) أثناء الطور الانفصالى . وينتج عن هذا نواة بنوية بها كروموسوم (صبغى) واحد كثير جدا (٢ ن + ١) ، فى حين تفتقر النواة البنوية الأخرى إلى كروموسوم (٢ن-١) . وتكون كل من هاتين النواتين الآن غير حقيقية المجموعة الصبغية (aneuploid) ، كما أنها لا تملك حتى أوضاع صبغية مثل تلك التى فى ن أو ٢ن . والنواه غير حقيقية المجموعة الصبغية الناقصة (٢ن-١) يمكن أن تفقد كروموسومات أخرى فى الانقسامات الجسدية المتتابعة وبنفس الطريقة حتى تختزل إلى الحالة أحادية المجموعة الصبغية . ويقدر Pontecorvo (1958) ذلك بواحد فقط من كل ألف نواه أحادية المجموعة الصبغية فى المتباين النووى للفطر *Aspergillas niger* الذى دخل فى تفريد المجموعة الصبغية .

والعبور الجسدى (Mitotic crossing - over) يمكنه أن يصاحب الدورة التزاوجية الجانبية (شكل ٤٣) . وفى العبور الجسدى ، تستبدل أجْزاء من الكروموسات بأجزاء متشابهة تماما بين الصبغيات المتماثلة ، ويفترض حدوث ذلك فى وقت تضاعف الصبغيات . وإذا أعيد تجميع الجينات السائدة والرجعية ، فإن تتابع تفريد المجموعة الصبغية قد ينتج أنوية بنوية تختلف وراثيا عن تلك التى تتكون إذا لم يحدث هذا الاستبدال . ولكل عشر أنوية أحادية المجموعة الصبغية اشتقت من خلال الدورة التزاوجية الجانبية ، ربما تكون نواة واحدة فقط مرافقة ومشتقة من هذا العبور الجسدى (Pontecorvo, 1958) .



شكل (٤٢): تفريد المجموعة الصبغية ، بادئا بنواتين أحاديتى المجموعة الصبغية المختلفتين وراثيا فى التباين النووى ، وتنتهى بتكوين نواه أحادية المجموعة الصبغية تختلف وراثيا عن الأنوية الأصلية.

وتشابه الدورة التزاوجية الجانبية التكاثر الجنسى . ويختلف ذلك عن الخيوط الفطرية التى يجب أن تتحد (اندماج بلازمى) وأن تحتل أنويتها (المشيجية) نفس الميسليوم . هذه الأنوية يمكن أن تتحد (اندماج نووى) لتكون نواه ثنائية المجموعة الصبغية (لاقحة) . ويمكن أن يحدث إعادة التوافق الوراثى ، كما تختزل النواه ثنائية المجموعة الصبغية إلى الحالة أحادية المجموعة الصبغية (ولكن دون حدوث انقسام اختزالى) . وتنعزل الأنوية أحادية المجموعة الصبغية معادة التوافق إلى ما يسمى بالجراثيم اللاجنسية ، والتى تختلف وراثيا عن الميسليوم الأب .



شكل (٤٣) : العبور الجسدى بين زوج فردى من كروموسومين (صبغيين) متجانسين . ويمكن أن يحدث هذا عند بعض النقط أثناء تفريد المجموعة الصبغية : (a) نواة ثنائية المجموعة الصبغية والمتباينة للجينات paba (تفتقر إلى تكوين حمض بامينوبنزويك) ، bi (تحتاج البيوتين) ؛ (b) عبور عند تضاعف الكروموسوم (فى طور الأربع أذرع) ؛ (c) نواتين مختلفتين وراثيا تكونتا بعد الانعزال الكروموسومى .

ورغم أن الدورة التزاوجية الجانبية تماثل التكاثر الجنسى ، فإنها أقل كفاءة فى إنتاج أنوية ذات توافق جديد . ويقدر Pontecorvo (1956) أن تردد بدء العبور الجسدى فى الأنوية يكون ٥٠٠ - ١٠٠٠ مرة أقل عنه فى العبور الاختزالى (المباشر) . وبالرغم من أن هذا الرقم المبدئى للأنوية الناتجة بواسطة التوافق الجسدى يزداد خلال الانقسامات المتتالية قبل أن تتكون الجرثومة ، فإن احتمال انعزال أى نواه فردية فى جرثومة فردية يكون ضئيلا . وفى التكاثر الجنسى ، فالحقيقة أن كل جرثومة نتجت عن الانقسام الاختزالى تستمر كنواة ذات توافق جديد .

والدورة التزاوجية الجانبية أداة مفيدة لعالم الوراثة الفطرية . وكما نوقش فى

الفصل السادس – الجزء الأول ، تفتقر كثير من الفطريات - ظاهريا – للتكاثر الجنسى ، ولهذا السبب فإن الدرسات الوراثية المبينة على التكاثر الجنسى لا يمكن أن تنجز . والطفرات وكذلك السلالات الوراثية الواضحة يمكن أن تستحث للعبور وبذلك يمكن أن تشتق التراكيب ذات التوافق الجديد من الدورة التزاوجية الجانبية . وباستخدام الطرق المناسبة من التحليل الوراثى ، يمكن الحصول على معلومات عن موضع ونشاط الجينات فى هذه الفطريات . فمثلا ، تتركز بعض الدراسات الحديثة حول التحكم الوراثى فى إنتاج سموم الأفلا توكسين (تناقش الأفلاتوكسينات فيما بعد فى الفصل الخامس) (Popa, 1977, 1978) .

إنتشار التباين النووى والدورة التزاوجية الجانبية :

Distribution of Heterokaryosis and Parasexuality

يحدث كل من التباين النووى والدورة التزاوجية الجانبية فى أفراد الفطريات الديترية (الناقصة) التى ليس لها تكاثر جنسى معروف وتؤدى إلى مصدر معنوى للتباين الوراثى لهذه الفطريات ، والتى ينتج عنها إتحاد مشيجى وانقسام اختزالى . وهذه الفطريات كثيرة الوجود والعديد منها طفيليات عالية التخصص ، وفى حديث عام ، فإنها بقيت وانتشرت بسهولة باستخدام الاختلاف فى التباين النووى واشتراك الدورة التزاوجية الجانبية فى دورات حياتها .

ويحتمل حدوث التباين النووى والدورة التزاوجية الجانبية بصورة شائعة بين الفطريات الخيطية الأسكية والبازيدية ، ولكنها غير معروفة الحدوث فى قسم الفطريات ذوات الأذناب Division Mastigomycota . وتؤدى هذه الدورات إلى تباين جسدى مباشر فى الطور الخضرى لدورة الحياة ، ولكن الدور الاضافى والمعنوى يتم خلال التكاثر الجنسى . وفى حالات مؤكدة ، تعتمد قابلية انجاز

تكاثر جنسى على القابلية الوراثية لتكوين متباينات نووية (والفطريات البازيدية هى فطريات من هذا النوع) . وقد اعتبر التباين النووى على أنه آلية محتملة تؤدى إلى تأسيس الجنس (sex) فى الفطريات (Whitehehouse, 1949) .

مفهوم التكاثر اللاجنسى : A Concept of Nonsexual Reproduction

قليل من الفطريات تتكاثر "بدون جنس Without sex" أو بدون الاشتراك فى تباين وراثى فى دورات حياتها الدورة الجنسية إما المستترة cryptic أو " الظاهرة "overt" (Raper, 1959) . والفكرة العامة عن التكاثر اللاجنسى فى الفطريات يجب أن تتحدد بالتكوين الفعلى للجراثيم التكاثرية اللاجنسية والتراكيب المصاحبة لها والتى يحدث بها انقسام اختزالى كمتطلب سابق لتكوينها . وتتضمن هذه الجراثيم اللاجنسية الجراثيم الهدبية ، الجراثيم الاسبورانجية ، الجراثيم الكونيدية ، الجراثيم الكلاميدية ، والأويدات . وسوف تتضمن التراكيب المصاحبة حوافظ الجراثيم الهدبية ، الحوافظ الاسبورانجية ، الحوامل الكونيدية ، الأوعية البكنيدية ، والكويمات الكونيدية . وتنتج الجراثيم اللاجنسية غالبا كجزء منتظم من دورة حياة الفطر المتكاثر جنسيا .

التكاثر الجنسى : Sexual Reproduction

يسمح التكاثر الجنسى بالعديد من التباينات الوراثية لأنه عملية تتحد فيها أمشاج مختلفة وراثيا وتحدث أنواعا عشوائية من الأليلات عند الأنقسام الاختزالى . وهذا التباين يعتبر هاما بصفة خاصة لتلك الفطريات التى لم تؤسس متباينات نووية . والعدد الكبير من التراكيب الوراثية داخل عشيرة أو نوع يجعل التهيؤ أكبر لإمكانية تغير الظروف البيئية عما يفعله عدم تباين التركيب الوراثى لكائن مماثل يتكاثر لا جنسيا .

وأبعد من ذلك ، فإنه يوجد تباين وراثى أكبر فى العشيرة التى تكون أفرادها عقيمة ذاتيا ولكنها خصبة عند اعتبار الأفراد المتوافقة فى نفس العشيرة أو العشائر القريبة ، والتى بذلك تجعل التربية الخارجية أو التربية المختلطة إجبارية . وعلى النقيض من ذلك ، فالتربية الداخلية المستمرة (إخصاب ذاتى أو التزاوج مع أفراد مشابهة) تؤدى إلى خلق عشيرة متماثلة تفتقر إلى الكيفية التكيفية العظيمة للعشيرة ذات التربية الخارجية . والعديد من النباتات والحيوانات الراقية لها ميكانيكيات تضمن الاخصاب الخلطى وتستبعد الاخصاب الذاتى . فعلى سبيل المثال ، كثير من النباتات الخنثى تمتلك أعضاء تذكير وتأنيث فى نفس الزهرة ، ولكن الاخصاب الخلطى مع أزهار أخرى يكون إجباريا لأن نضج حبوب اللقاح والبويضات يحدثان فى أوقات مختلفة أو يكون تركيب الأعضاء فى صورة تجعل من الاخصاب الذاتى أمراً مستحيلا . وفى الكثير من النباتات والحيوانات ، تتولد أعضاء التذكير وأعضاء التأنيث بأفراد مختلفة ، مما يؤدى هكذا إلى "جنسين" مختلفين (ثنائية المسكن) .

تماثل الميسليوم وتباين الميسليوم : Homothallism and Heterothallism

من بين الفطريات ، نجد أن الكثير خصب ذاتى فى حين يكون غيرها عقيما ذاتيا . والفطر الذى يكون خصبا ذاتيا متماثل الميسليوم (homathallic) وهو إما أن يخصب نفسه أو يتزاوج مع سلالة متماثلة وراثيا . وتحمل بعض الفطريات متماثلة الميسليوم أعضاء تذكير وتأنيث متكشفة على نفس الثالوس وسوف يحدث التزاوج بالتالى بين هذه الأعضاء . ومن أحد فطريات هذا الطراز *Pyronema domesticum* ، الذى ينتج أنثريداته وأوعيته الأسكية من نفس خلايا الساق (أنظر شكل ٨١ الجزء الأول) . وكما سبقت الاشارة ، فإن الاخصاب

الذاتى والتربية الداخلية يؤديان إلى تماثل وراثى . وعلى عكس ذلك ، تكون بعض الفطريات متباينة الميسليوم وتكون عقيمة ذاتيا . ويحتاج الفطر متباين الميسليوم (heterothallic) إلى شريك متوافق لكى يحدث التكاثر ، ولهذا السبب فإن التربية الخارجية تكون إجبارية .

ويظهر طرازين مختلفين أساسيين من تباين الميسليوم (whitehouse, 1949) ، فى تباين الميسليوم الظاهرى morphological heterothallism ، تنتج أعضاء جنسية غير متماثلة ظاهريا وبواسطة ثالوسات مختلفة ، ولكى يتم التزاوج يجب أن يأتى مشيج مذكر أو سابحة ذكرية من ثالوس للاتصال بالمشيج المؤنث المنتج بواسطة ثالوس آخر . والكثير من أفراد قسم الفطريات ذوات الأذناب لها خاصية تباين الميسليوم الظاهرى (وهذه تشمل بعض أنواع جنس *Achlya* ، (سيناقش فيما بعد) . أما تباين الميسليوم الفسيولوجى physiological heterothallism ، الذى يعتمد على عوامل وراثية متضمنة التوافق وعدم التوافق ، فهو كلية لا يعتمد على الاختلافات الظاهرية بين الذكر والأنثى . والفطر ذو التباين الميلسيومى الفسيولوجى قد يفتقر إلى أعضاء جنسية متكشفة (مثل الفطريات البازيدية الخصبة التى تتزاوج بالاتحاد الهيفى) ولجعل الوضع أكثر صعوبة ؛ فإن الفطر ذو التباين الميسليومى الفسيولوجى يجب أن يمتلك أيضا أوعية مشيجية واضحة . وإذا كانت هذه هى الحالة ، فإنه حتى لو تكونت أعضاء تذكير وأعضاء تأنيث على نفس الثالوس ، فإن الفطر لن تكون له القدرة على اخصاب نفسه ، حيث أن له متطلبات أساسية لأنوية مختلفة وراثيا . وتشمل فطريات هذا الطراز الفطر الأسكى القرصى *Ascobolus stercorarius* ، وغالبية أنواع الفطر الأسكى القارورى *Neurospora* ، وفطريات الأصداء . ويجب أن

يحدث الاخصاب فى هذه الفطريات بين حافظة مشيجية مذكرة أو سابحة ذكرية تتولد على ثالوس وحافظة مشيجية مؤنثة تتولد على ثالوس آخر ، وأبعد من ذلك فإن الثالوسين يجب أن يكونا متوافقين وراثيا .

التحكم فى تباين الميسليوم الفسيولوجى :

Control of Physiological Heterothallism

يكون تباين الميسليوم الفسيولوجى تحت تحكم وراثى . فعند دراسة عملية التزاوج فى الفطريات بعناية ، فإنه عادة يوجد تحكم وراثى مفرز إما بواسطة أليلين على موقع فردى أو بواسطة سلسلة أليلية متعددة على موقع واحد أو موقعين . وكثيرا ما يوجد فطر ذو تباين ميسلومى فسيولوجى ولكنه لا يخضع تماما لا حدى هاتين المجموعتين ، وهذا يحتمل أن له صفات خاصة لا تتقاسمها الفطريات الأخرى بصفة عامة (على سبيل المثال ، الفطر *Cochilobolus spicifer* كما جاء فى تقرير Nelson *et al.*, 1977) .

التباين الميسليومى لأليلين : Two - Allele Heterothallism . يتحدد التباين الميسليومى بأليلين بوجود أليلين على موقع واحد . وتقسم الأنواع التى تظهر التباين الميسليومى لأليلين إلى طرازين من الناحية الجنسية يصطلح عليها عادة كموجبة وسالبة أو a , A (Whitehouse, 1949) . وفى هذه الحالات الجنسية ، لا يمكن للسلالة الموجبة أن تتزاوج مع سلالة موجبة أخرى ولكن يمكنها التزاوج مع جميع السلالات السالبة ، كما هو معروض فى شكلى ٤٤ ، ٤٥ وتشمل أمثلة الفطريات ذات التباين الميسليومى لأليلين أفراد الميوكورالات مثل أجناس *Mucor* , *Rhizopus* , *Phycomyces* ؛ معظم أنواع الجنس الأسكى القارورى

، *Ascobolus magnificus* والفطرين الأسكيين القـرصـتين ؛ *Neurospora* *Ustilago levis* وفطر التـفـحم ؛ *Puccinia graminis* وفـطـر ؛ *Sclerotinia* . (Whitehouse, 1949)

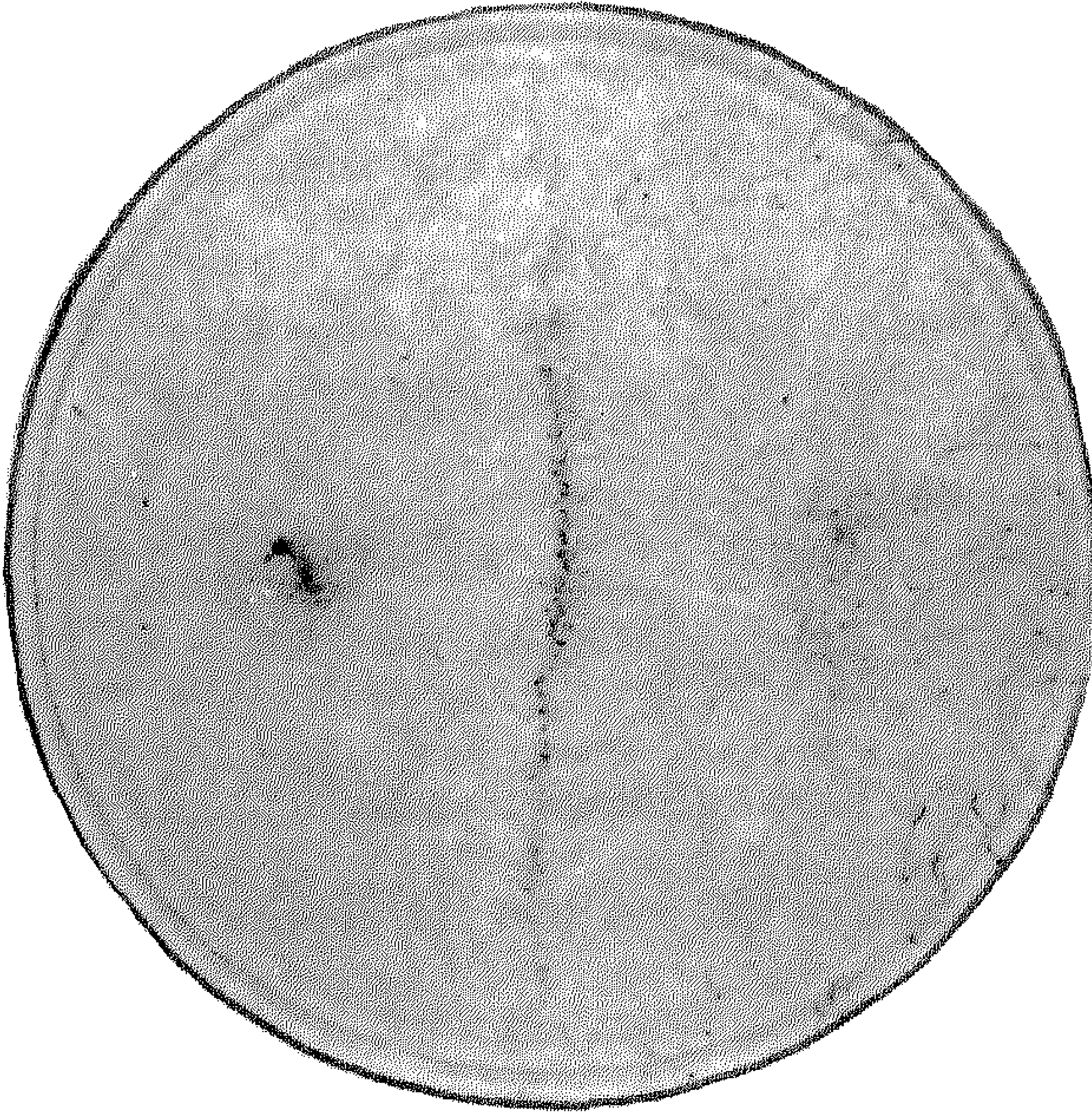
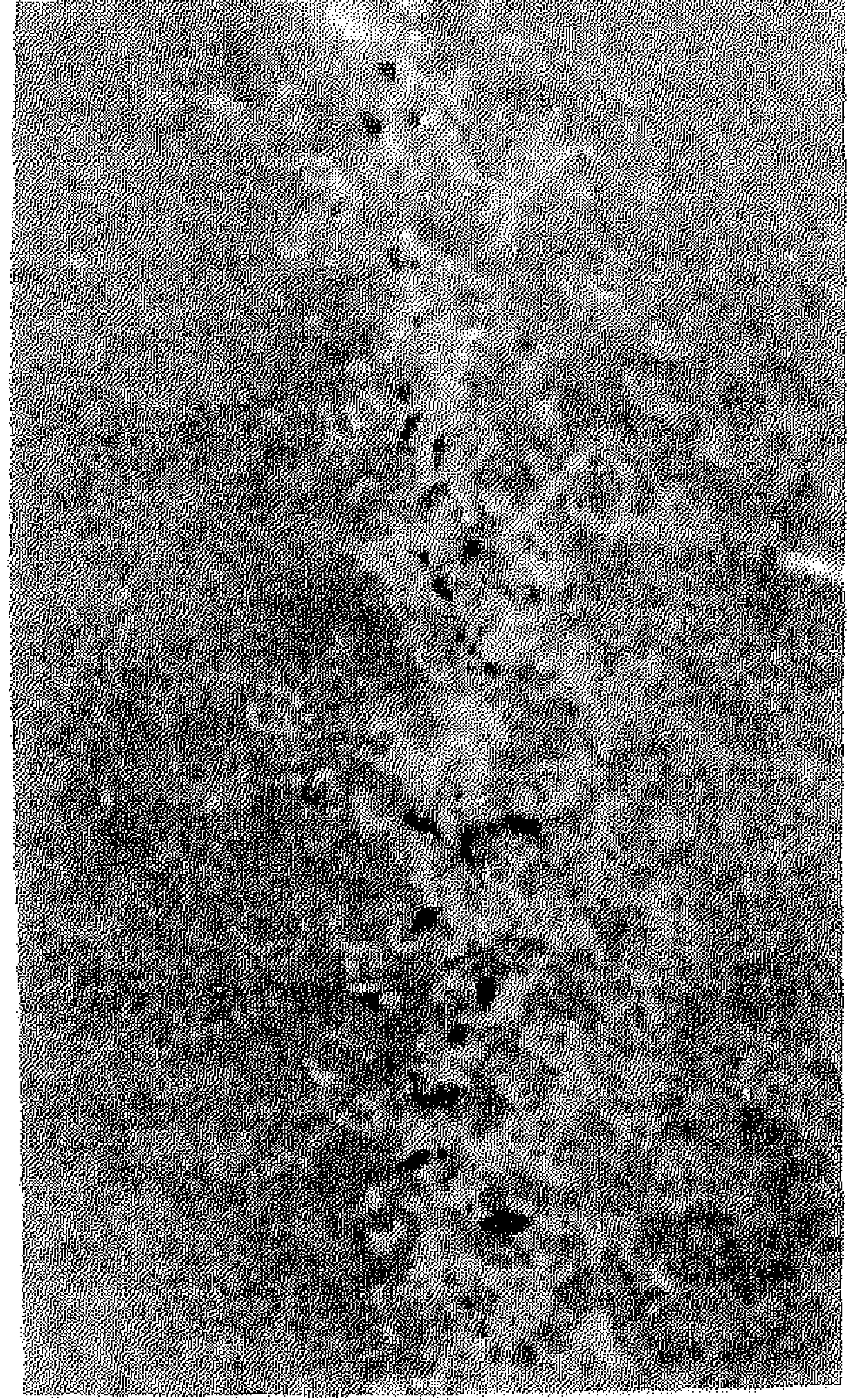
	A	a
A	−	+
a	+	−

A = "plus" strain
a = "minus' strain
+ = compatible cross
- = incompatible cross

A = سلالة موجبة
a = سلالة سالبة
+ تزاوج متوافق
− = لا يحدث تزاوج

شكل (٤٤) : تفاعلات التزاوج للعزلات الممكنة لفطر متباين الميسليوم ثنائى الأليل .

التبـاين الميـسليـومى مـتـعـدد الأليـلات ثنـائى الأقـطـاب : Bibolar Multiple - Allele Heterothallism : فى التبـاين الميـسليـومى مـتـعـدد الأليـلات ثنـائى الأقطاب ، يوجد مـوقع فـردى يتـحكم فى الحـالة الجنسـيـة ، ولكن توجـد سلسلة أليلية متعددة عند ذلك الموقع (Whitehouse, 1949) . ويكون اللقاء متوافقا إذا كانت الأليـلات فى الثالوسـات المتزاوجة مـختلفة . فمثلا ، إذا تخلينا الموضع مثل A ، يجب أن تكون الأليلات المتعددة A_1 ، A_2 ، A_3 .... An . والثالوس الذى يحمل الجين A_1 لا يمكنه التزاوج مع ثالوس آخر يحمل أيضا الجين A_1 ، ولكنه سيـتزاوج مـع ثالوس يحتـوى أى من الأليـلات الأخـرى ، كمـا هو معـروض فى شكل ٤٦ . ويوجد التبـاين الميسلومى متـعدد الأليلات ثنـائى الأقطاب فى مـعظم فطريات التفـحمات (Halisky, 1965; Raper, 1965) ، وفـى قلـيل من الفـطريـات البازيدية المعدية (Burnett and Boulter, 1963; Fries, 1948) ، وفى فطر عـيش الغراب *Coprinus comatus* (Whitehouse , 1949) .

شكل (٤٥) : التزاوج بين سلالتين موجبة وسالبة للفطر المتباين الميسليوم الفسيولوجى ، *Phycomyces blakesleeanus* . يتكون خط الجراثيم الزيجية عند تقابل السلالتين . يمين : منظر مكبر لخط الحوافظ المشيجية (فاتحة) والجراثيم الزيجية (غامقة) .

التباين الميسلومى متعدد الأليلات رباعى الأقطاب :

Tetrapolar Multiple - Allele Heterothallism

يتشابه التباين الميسلومى متعدد الأليلات رباعى الأقطاب فى كل شئ مع الطراز ثنائى الأقطاب ، باستثناء وجود موقعين ، A ، B ، واللذان يحكمان التوافق . وينعزل هذين الموقعين عند الانقسام الاختزالى ذاتيا . وكل موقع يكون متعدد الأليلات ، مع وجود ١٠٠ أليل على الأقل (Raper, 1953) . ويحدث تزاوج متوافق إذا اختلفت كل من أليلات A ، B فى كلا الثالوسين . فمثلا ،

	A_1	A_2	A_3	A_4
A_1	-	+	+	+
A_2	+	-	+	+
A_3	+	+	-	+
A_4	+	+	+	-

+ = compatible cross   + = تزاوج متوافق
- = incompatible cross   − = لا يحدث تزاوج

شكل (٤٦) : تفاعلات التزاوج للعزلات الأربع الممكنة لفطر ثنائى الأقطاب .

الميسليوم الذى يحمل الأليلين A_1B_1 لن يتزاوج مع A_1B_1 ولكنه سيتزاوج مع A_2B_2 لأن الأليلات عند كلا الموضعين يختلفان (شكل ٤٧) . واللقاء بين A_1B_1 لا يكون متوافقا كلية مع A_1B_2 أو A_2B_1 لأنه إما أن تكون الأليلات عند الموقع A متشابهة أو تكون كذلك عند الموقع B .

وفى فطريات كثيرة ، إذا أجريت اللقاءات بين خيوط فطرية تحمل إما أليلات متشابهة من A أو أليلات متشابهة من B ، يمكن أن تتأسس المتباينات النووية ولكن الثمرة الجرثومية نادرا ما تتكون . وإذا كان المتباين النووى متشابها فى أليلات A ومختلفا فى أليلات B لحدث التفاعل المسطح flat reaction (شكل ٤٧). ويكون نمو هذا الطراز من المتباين النووى هشا ، ضعيفا وذو هيفات مبعثرة غير منتظمة التفرع فى الميسليوم القديم (Raper and San Antonio, 1954) . ويتميز أيضا نمو المتباين النووى المتكون بعد تزاوج هيفات تحمل أليلات B متشابهة وأليلات A متباينة بصفات خاصة . أذ يعطى المتباين النووى ذو أليلات B المتشابهة تفاعل القضيب المستعرض barrage (شكل ٤٧) . حيث تنمو الخيوط الفطرية للمستعمرتين المتزاوجتين كل تجاه الأخرى ولكن النمو يتوقف عند

	A_1B_1	A_1B_2	A_2B_1	A_2B_2
A_1B_1	-	FL	B	+
A_1B_2	FL	-	+	B
A_2B_1	B	+	-	FL
A_2B_2	+	B	FL	-

تفاعل مسطح = FL
القضيب المستعرض = B
تزاوج متوافق = +
لا يحدث تزاوج = −

شكل (٤٧) : تفاعلات التزاوج للعزلات الأربع الممكنة لفطر رباعى الأقطاب .

المركز ، تاركا شريطا (نطاق القضيب المستعرض) ذو نمو ضعيف يفصل كلتا المستعمرتين (Papazian, 1950; Raper, 1953) . كما لوحظ أيضا حدوث متباينات نووية متشابهة فى أليلات AB (Middleton, 1964) . وفى حالة المتباين النووى AB ، تنمو المستعمرتين الأصليتين كل فوق الأخرى .

وفى بحثه عن المتباينات النووية للفطر *Schizophyllum commune* ، وجدParag (1965) أن أليلى A المتشابهين يحولان دون ظهور الروابط الكلابية ، ويغيران انتظام التوزيع النووى ، ويسببان حالة غير طبيعية فى الشكل الظاهرى والأيض للميسليوم . ويمنع أليلى B المتشابهين هجرة الأنوية ، اكتمال الروابط الكلابية ، الاندماج النووى ، والانقسام الاختزالى . وغالبا يتم التحكم فى الفطريات رباعية الأقطاب الأخرى بنفس الطريقة .

وتحدث الرباعية القطبية فى غالبية الفطريات البازيدية الخصبة ، الفطريات البازيدية المعديّة ، وفى فطر التفحم *Ustilago maydis* .

التحكم فى تباين الميسليوم الظاهرى :

Control of Morphological Heterothallism

لقد عرف القليل عن التقييم الوراثى للجنس الظاهرى مقارنة بالجنس الفسيولوجى ، ولا يوجد نموذج عام للتحكم الوراثى لاعلانه . ولدينا مثال وحيد للتحكم الوراثى فى الجنس الظاهرى .

لقد درست الدورة الجنسية للفطر الأسكى القارورى *Nectria haematococca* var. *cucurbitae* (والمعروف شكلا بالفطر *Hypomyces solani* var. *cucurbitae* بعناية فائقة (Bistis and Georgopoulos, 1979; El-Ani, 1954; Hansen and Snyder, 1943; Snyder and Hansen, 1954) . وهذا الفطر متباين الميسليوم فى أليلين ، وذو عاملى توافق A ، a أو موجب وسالب . وإضافة إلى تباين الميسليوم الفسيولوجى هذا ، يوجد تباين ميسليومى ظاهرى تحت تحكم وراثى غير مرتبط . والتراكيب الجنسية المؤنثة عبارة عن أوعية قارورية أولية تنتج شعيرات أنثوية . وبعد حدوث الاندماج البلازمى مع جرثومة كونيدية (تقوم بوظيفة عضو التذكير) ، تنمو الأوعية القارورية الأولية إلى ثمار أسكية قارورية . وتحمل بعض الثالوسات جراثيما كونيدية تقوم بوظيفة واحدة (يرمز لها بالرمز «مذكرة») فى حين تحمل مزارع أخرى أوعية قارورية أولية (يرمز لها بالرمز «مؤنثة») . وتكون ثالوسات ثالثة خنثى وتنتج كلا التركيبين المذكر والمؤنث . وبالاضافة إلى الأشكال الجنسية الخصبة هذه ، توجد حالة عكسية «متعادلة» ، وهى حالة ميسليوم عقيم جنسيا حيث لا يحمل جراثيما كونيدية والتى تقوم بدور أعضاء التذكير ولا الأوعية القارورية الأولية . ويمكن الحصول على هذه الطرز الجنسية الأربعة من لقاء فردى ، بنسبة ١ : ١ تقريبا بعد تزاوج مذكر مع مؤنث .

وقد قدر (Hansen and Snyder, 1943) أن هذه الحالات الجنسية الأربع تم التحكم فيها بالجينين M ، m ، واللذان يحددان إنتاج أو عدم إنتاج الكونيديات ، وبالجينين C ، c اللذان يحددان نمو أو وقف نمو الأوعية القارورية الأولية . ويمكن تمثيل اللقاء العلوى ، بالتركيب الوراثى التالى :

mC (مؤنث) X Mc (مذكر) ←—— mC (مؤنث) : Mc (مذكر) :
mc (متعادل) : MC (مخنث)

وحيث أن هذه الجينات غير أليلية مع تلك التى تحدد التوافق الفسيولوجى ، فإن الحالتين الجنسيتين الظاهرية والفسيولوجية سوف تنعزلان فى لقاءات متناسبة (Hansen and Snyder, 1943; Snyder and Hansen, 1954) .

+ ، – = طرز تقابل فسيولوجى

N = متعادل F = مؤنث

M = مذكر H = مخنث

I. H+ X H- ←—— H+ : H-

II. H+ X M- ←—— H+ : H- : M+ : M-

III. F+ X H- ←—— F+ : F- : H+ : H-

IV. F+ X M- ←—— F+ : F- : M+ : M- : H+ : H- N+ : N-

هذا وتوجد مناقشة أخرى حول *Nectria haematococca* var. *cucurbitae* بعد عدة صفحات (تحت عنوان التحكم الهرمونى فى المشيج وتجاذب الحوافظ المشيجية) .

تطور التباين الميسليومى : Evolution of Heterothallism

إن تماثل الميسليوم هو السائد فى قسم الفطريات ذوات الأذناب وتحت قسم الفطريات الزيجية ، وشائع فى تحت قسم الفطريات الأسكية ، وغائب تقريبا فى تحت قسم الفطريات البازيدية ، حيث يسود تباين الميسليوم . فغالبية الفطريات إذن متماثلة الميسليوم . ويفترض أن تماثل الميسليوم هو الحالة البدائية وأن تباين الميسليوم قد نمى منه (Raper, 1959, 1960) . ولتباين الميسليوم دعم اختيارى يفوق تماثل الميسليوم حيث أنه يزيد التربية الخارجية والتباين . والتطور الفعلى لتباين الميسليوم وكذلك طرز التوافق غير معروفين ، ويوجد فى هذا الصدد أفكار مختلفة .

ولرؤية التطور الممكن لتباين الميسليوم الفسيولوجى ، نعرض النظام المطروح بواسطة Whitehouse (1949) . إن حالة تماثل الميسليوم البدائية قد حل محلها شكل مبسط من تباين الميسليوم حيث يوجد فى موقع التحكم التوافقى أليلين فقط . كما حدث الاتحاد الهيفى بالفعل مسبقا ، ولكنه يتحدد بصورة غير معنوية حيث أن الأنوية ذات الطراز التزاوجى الفردى هى الموجودة فقط ؛ ولكن بتطور طرز الأنوية المختلفة فإن المتباينات النووية تتكون والتى تحتوى على أنوية ذات طرز تزاوجية مختلفة . ولم تكن هناك حاجة للأعضاء الجنسية لوقت طويل لجمع الأنوية المشيجية سويا ، وكانت مفقودة إما جزئيا أو كليا . ومع الاضافة الأخرى للأليلات والموقع الآخر ، نمى التباين الميسليومى المتعدد الأليلات لكل من ثنائى القطبين ورباعى الأقطاب .

نمو التراكيب التكاثرية : Development of Reproductive Structures

إن تولد التراكيب التكاثرية ، متضمنة الأعضاء الجنسية ، الأمشاج ، والثمار الجرثومية ، هى عملية محددة تماما ولا تخضع لنفس التحكم مثل تلك العوامل التى تحدد التوافق الجنسى . ويمكن أن يعزى التحم فيها إما بواسطة الجينات أو الهرمونات .

التحكم الوراثى : Genetic Control

كمثال للتحكم الوراثى فى نمو التراكيب التكاثرية ، سندرس الفطر *Glomerella cingulata* ، وهو أحد الفطريات الأسكية القارورية متماثلة الميسليوم . لقد تم الحصول على عدد كبير من طفرات الفطر *G. cingulata* حيث تلائم كلا من التفاعل التزاوجى ونمو الثمرة الأسكية القارورية (Wheeler, 1954; Wheeler and McGahen, 1952) . وكل جين طفرى يسد حاجات جزئية أو كلية تؤدى إلى تكوين ثمرة أسكية قارورية ناضجة . ويحدث ذلك فى المراحل التالية :

١ - **نشأة الأوعية القارورية :** تتحكم الجينات عند الموقع A فى انتاج الأوعية القارورية أو الجراثيم الكونيدية ، وتتحكم الجينات عند الموقع B فى ترتيب الأوعية القارورية (مشطية أو مبعثرة) . ولا تتكون بادئات الأوعية القارورية إذا وجدت طفرة الجين A_1 ، ولكن تكوينها يحدث جزئيا عند تقابل A^+ مع B^+ . ويزول هذا التكامل الأخير إذا حلت A^2 أو B_1 عند أحد هذين الموقعين (ويكون هذا ، إذا كان التركيب الوراثى إما A^+B_1 أو A^2B^+) .

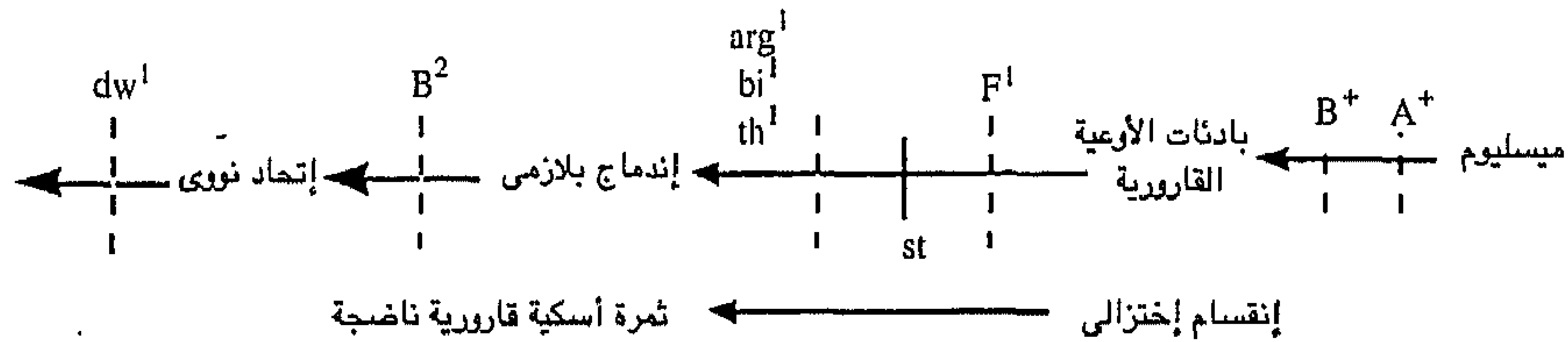
٢ - **الاندماج البلازمى :** تؤدى معظم الطفرات الجينية إلى حدوث الاندماج البلازمى . وتتحكم الجينات غير الأليلية arg^1 ، bi^1 ، th^1 فى مدى الحاجة لعوامل

النمو (الأرجينين ، البيوتين ، والثيامين) على التوالى ، فى حين يمنع الجينين F^1 ، St^1 حدوث الاندماج البلازمى .

٣ - **الاندماج النووى :** تنمو الفطريات ذات الطفرة الجينية B^1 طبيعيا حتى مرحلة تكوين الخطاطيف . ويحدث تمزق الأنوية قبل وأثناء الاندماج النووى . فينتج عن ذلك ثمار أسكية قارورية عقيمة .

٤ - **الانقسام الاختزالى :** تسد الطفرة dw^1 (قزمية) الانقسام الاختزالى جزئيا وتتحكم فى انتاج جراثيم أسكية متقزمة . ويكون حوالى ٧٠ ٪ إلى ٨٠ ٪ من الأكياس الأسكية غير ذات قيمة كنتيجة للتمزق النووى .

ويعرض النموذج التالى الحالات التى تؤدى إلى تكوين ثمار أسكية قارورية ناضجة وأيضا النقطة التى تظهر كل طفرة تأثيرها عندها :



وتحتاج التزاوجات التى تؤدى إلى إنتاج ثمار أسكية قارورية طبيعية إلى أن يكون واحدا على الأقل من كل من أزواج الجينات المتلازمة من الطراز البرى . فبعد الإندماج البلازمى ، سيخفى الجين ذو الطراز البرى تأثير طفرة أليله أثناء التكامل فى الميسليوم المتباين نوويا حتى تمام حدوث الاتحاد النووى . ويفترض أن الجينات ذات الطرز البرية تتحكم فى تخليق موادا كيميائية خاصة والتى تسمح للنمو بأن يتقدم طبيعيا (Wheeler, 1954) .

التحكم الهرمونى : Hormonal Control

إن كل كائن ، أولى أو راق ، يجب أن يحتوى على درجة ما من التعضى الداخلى . والتحكم الأولى لهذا التعضى هو نتيجة للجينات الموجودة ، بينما يكون التحكم الثانوى نتيجة للأجهزة المنظمة التى تعمل . والأجهزة المنظمة نفسها تكون تحت تحكم وراثى .

ففى الحيوانات ، تعمل الأجهزة المنظمة جزئيا من خلال الأفراد وفعل الهرمونات . وتفرز الهرمونات الحيوانية بكميات ضئيلة ولها تأثير متخصص على عضو آخر ، فهى عادة تتحرك بعيدا عن العضو الذى أفرز الهرمون . كما توجد أيضا مواد شبيهة بالهرمونات ، وهى الأوكسينات ، فى النباتات الراقية . ومثل الهرمونات الحيوانية ، تنتج الأوكسينات بكميات ضئيلة ولها تأثير فسيولوجى على جزء نباتى بعيد عن المكان الأصلى الذى أنتجت فيه . وبالمقارنة بالهرمونات الحيوانية ، على أى حال ، فإن تأثير الأوكسينات لا يكون محدودا ، فتخدم الأوكسينات كعوامل نمو عامة حيث لا تكون متخصصة لأى جزء من النبات ، ولكنها تسبب تغيرات فسيولوجية عالية التخصص فى الخلية .

وقد ثبت حدوث النمو الذى تتحكم فيه الهرمونات فى التراكيب التكاثرية للفطريات الحقيقية . وهذه الهرمونات - مثل تلك المنتجة بواسطة الحيوانات - تنتج بكميات بسيطة ، وتنتشر من جانب إنتاجها ، وفى النهاية تظهر تأثيرا عالى التخصص على عضو بعينه من الفطر . ويستبعد من هذا الوصف للهرمونات بعض المواد مثل الڤيتامينات ، البيورينات ، وعوامل النمو الأخرى والتى تظهر عادة تأثيرا أكثر شمولية على التكاثر والنمو .

التحكم الهرمونى فى التكشف الجنسى :

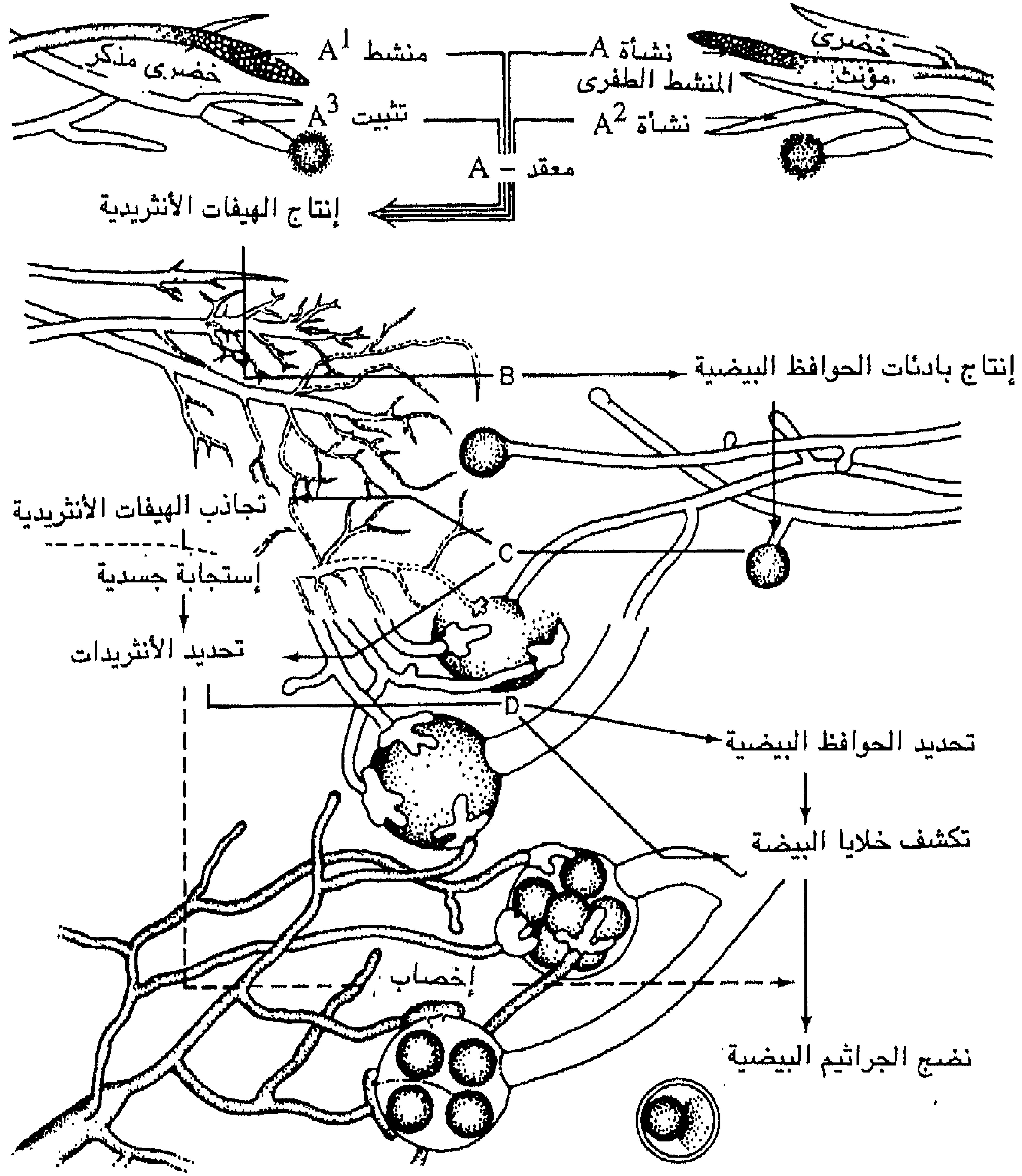
Hormonal Control of Sexual Differentiation

بعض الأنواع من الفطر المائى *Achlya* spp. تكون متباينة الميسليوم ظاهريا وتحمل الأعضاء الذكرية (الانثريدات) والأعضاء الأنثوية (الحوافظ البيضية) على ثالوسات مستقلة . وقد قام Raper (1951) بتقدير التحكم الهرمونى على التكشف الجنسى فى جنس *Achlya* . وقد تغيرت كفاءة الثالوسات المذكرة والمؤنثة فى تتابعات الأحواض الصغيرة . ثم سمح للماء بالمرور خلال الأحواض فى اتجاه واحد فقط . فإذا كانت عوامل النمو أو الهرمونات قد أطلقت فى البيئة ، فإنه من الوجهة النظرية ستحتل هذه الثالوسات المرحلة من التتابع التى تشير للاستجابة لانطلاق الهرمون . وقد اكتشف من خلال هذا الترتيب أن سلسلة هرمونات عالية التخصص قد تكونت وهى التى تتحكم فى العملية الجنسية . فالنبات الخضرى المؤنث ينتج هرمونى A ، A^2 اللذان يستحثان تكوين الهيفات الأنثريدية على النبات المذكر . وينتج النبات المذكر عندئذ الهرمون A^1 الذى يمر للخلف إلى النبات المؤنث ، مؤديا إلى إستمرارية إنتاج الهرمونين A ، A^2 . وفى النهاية ينتج النبات المذكر الهرمون A^3 الذى يوقف فعل الهرمونين A ، A^2 ؛ وحينئذ تنتج الهيفات الأنثريدية هرمون B الذى يمر إلى النبات المؤنث حيث يستحث تكوين بادئات الحوافظ المشيجية البيضية . تنتج بادئات الحوافظ البيضية عندئذ هرمون C ، والذى :

١ – يستحث الهيفات الأنثريدية للنمو فى اتجاه الحوافظ البيضية حتى يتم التلامس الطبيعى بين الأعضاء ، (٢) يستحث تكوين وتمدد الأنثريدة فى النبات المذكر . تنتج الأنثريدات عندئذ هرمون D الذى يستحث ؛ (١) تمدد الحافظة

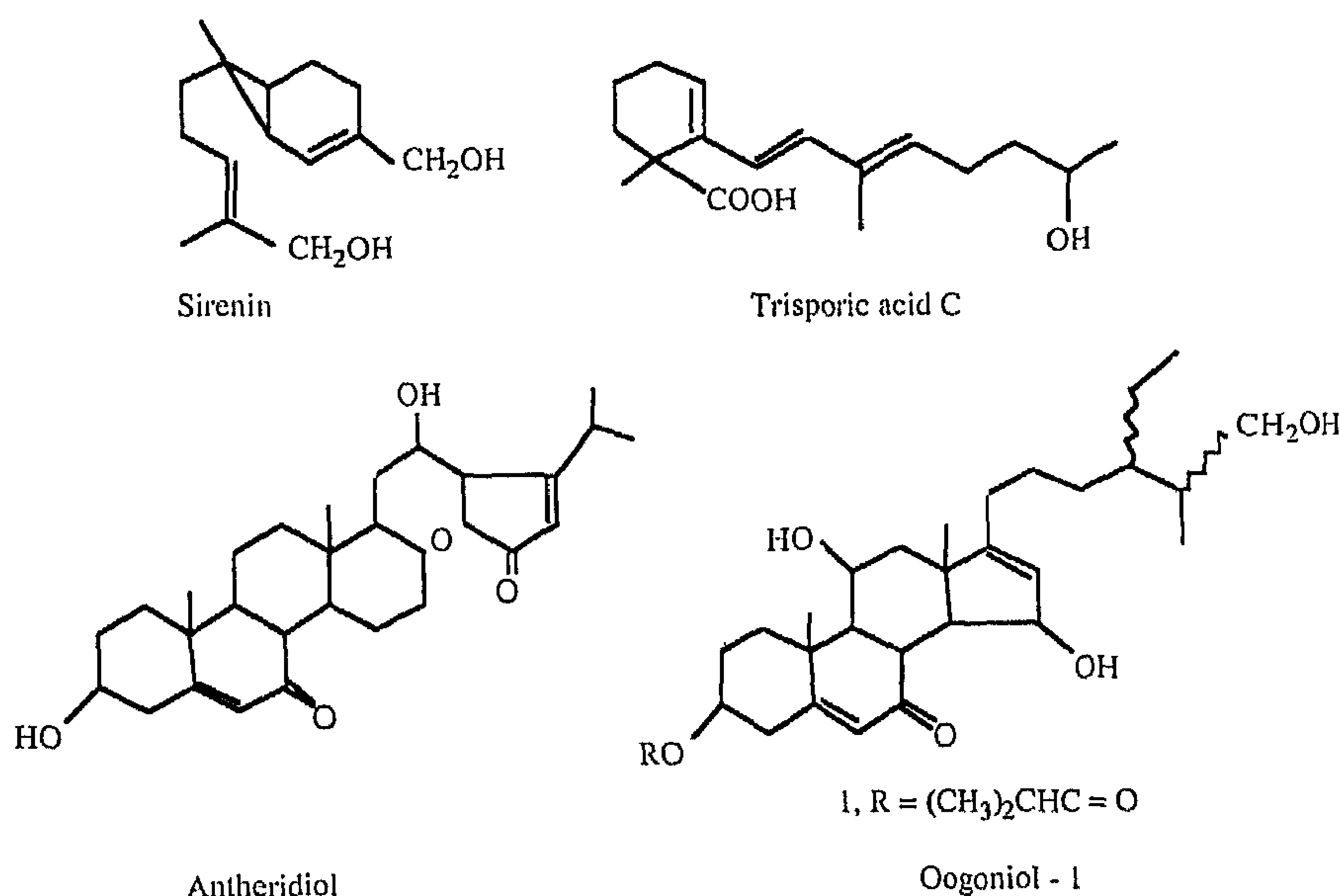
البيضية ، (٢) تكشف خلية البيضة . وبهذه الطريقة ، وكما ذكر Raper ، فإن التكشف الجنس فى *Achlya* يكون تحت تحكم سبعة هرمونات محددة على الأقل ، أربعة تفرز بواسطة الثالوس المذكر وثلاثة تفرز بالثالوس المؤنث . وهذا التتابع يكون أكثر وضوحا فى شكل ٤٨ . والهرمونات ذات تأثير حتى فى كمياتها الضئيلة جدا ، وقد استحث هرمون A تكوين الهيفات الأنثريدية عندما وجد فى بيئة المزرعة بتخفيف ضئيل جدا ، يصل إلى $١٠^{-١٣}$ (Raper, 1951) .

وقد عزل كل من الهرمونين A ، B ووجد أنهما من الستيرويدات (شكل ٤٩) . ويطلق على هرمون A الآن اسم أنثريديول فى حين يطلق على الستيرويدات الثلاثة التى تعطى تأثير هرمون B اسم أوجونيول . ولأن الهرمونات تكون مؤثرة فى جرعاتها البسيطة جدا ، فإن كميات كبيرة من البيئات المزرعية يجب أن تستخدم للحصول على الهرمونات فى صورة نقية . وقد قرر Braksdal (1967) أن ٦٠٠٠ لترا من البيئة المزرعية كانت مطلوبة لانتاج ٢٠ ميلليجرام فقط من بللورات الأنثريديول . وفعل الهرمونات عالى التخصص جدا ، فحتى الستيرويدات وثيقة القرابة فى التركيب قد فشلت فى استحداث أى استجابة مورفولوجية عندما اختبرت فى مزارع (Barksdale *et al.*, 1974) . وقد درست طبيعة فعل الأنثريديول . فعند إضافة الأنثريديول إلى بيئة مزرعة ينمو بها ثالوس خضرى ، فإن الأنثريديول قد اختفى من بيئة المزرعة بواسطة الثالوس وتم تمثيله غذائيا (شكل ٥٠) . ويحتاج إمتصاص الأنثريديول هذا لحوالى ٦٠ دقيقة وتنشأ عنه زيادة فى معدل كل من RNA الرسول والريبوسومى وكذلك البروتين داخل الثالوس . ويمكن أن تظهر تأثيرات هذه التغيرات الأيضية مقدما فى صورة تغيرات وراثية ظاهرية (نشأة الأفرع الأنثريدية) ، والتى تبدأ بعد حوالى ٦٠ إلى



شكل (٤٨) : العلاقات المتداخلة بين الافرازات الهرمونية المتتابعة والشكل الظاهرى فى أنواع جنس *Achlya* متباينة الميسليوم .

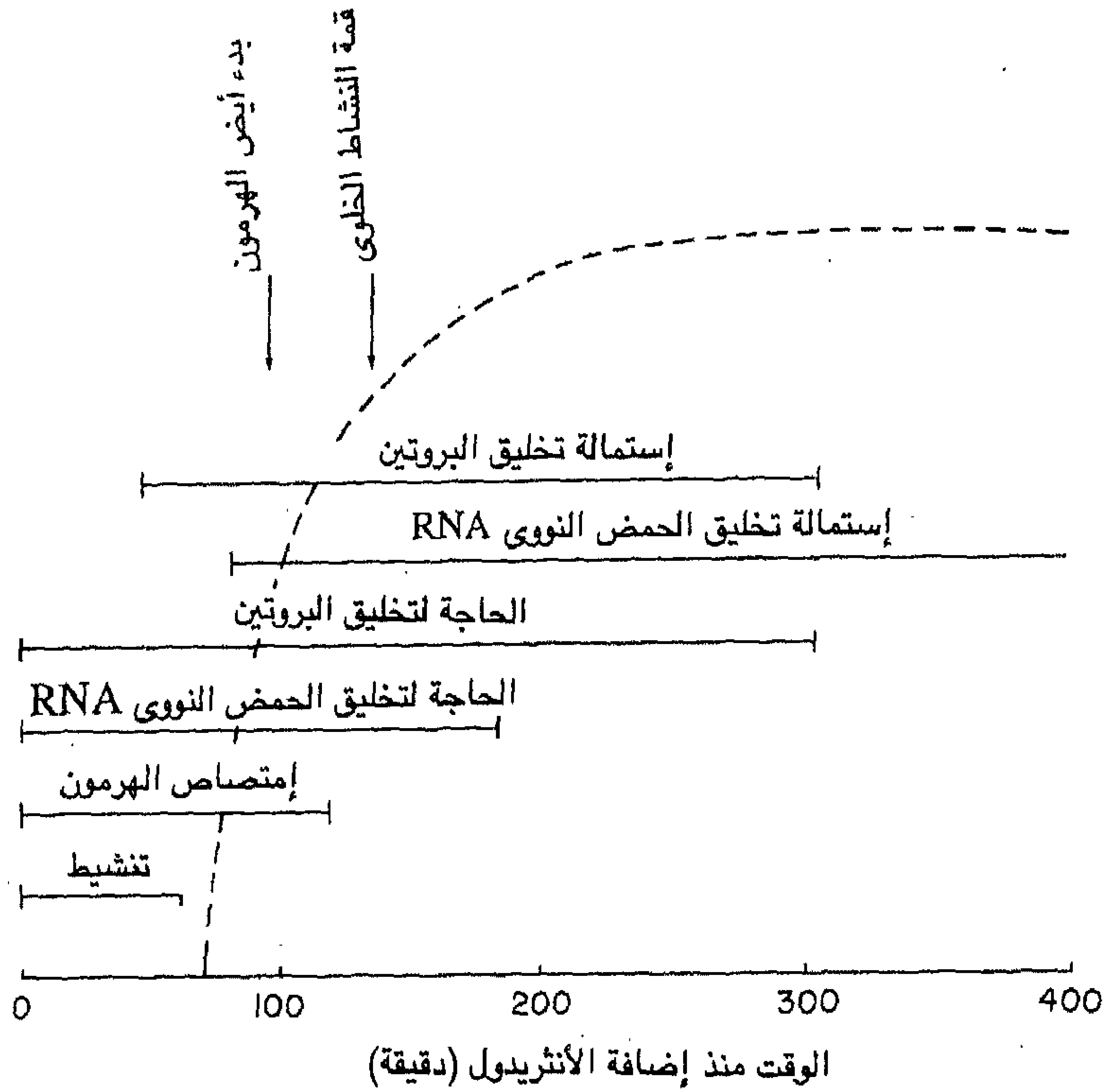
٩٠ دقيقة من إضافة الأنثريديول ولكنها تتطلب حوالى ٣٠٠ دقيقة لاكتمالها . وكل من RNA والبروتين مطلوبين لتدعيم نمو الأفرع الأنثريدية . وبعد حوالى ١٨٠ دقيقة ، لا يكون من الضرورى تخليق RNA إضافى ، ولكن تخليق البروتين



شكل (٤٩) : هرمونات فطرية .

يجب أن يستمر . كما توجد أيضا زيادة فى إنزيم السليوليز ، وهو مطلوب لاذابة جدر الأب للسماح للتفرع بأن يحدث (Timberlake, 1976) ، وزيادة إنزيم الكاتاليز فى الأجسام الدقيقة (Choinski and Mullins, 1977) .

ويصنع مخزونا من الجلوكان (كربوهيدرات) أثناء النمو الخضرى ويكون موجودا فى السيتوبلازم . فإذا ما نقل الثالوس إلى بيئة تفتقر للجلوكوز ، فإن الجلوكان سوف يستخدم للسماح لبادئات الحوافظ المشيجية بأن تتكون (Faro, 1972) . ويمكن لظروف التغذية أن تؤثر على نشاط الأنثريديول ، فيجب توفر تركيزات مناسبة من مصادر النيتروجين والكربون لبدء تكون الأفرع الأنثريدية وهى كذلك تؤثر على عددها (Barksale, 1970) .



شكل (٥٠) : ملخص للحالات المصاحبة للتكشف المستحدث بالأنثريديول فى *Achlya* . تشير الأقواس إلى الفترات الزمنية أثناء النمو حيث تحدث العملية . وتشير الخطوط المتقطعة إلى نسب التكشف الظاهرى .

التحكم الهرمونى فى المشيج وتجاذب الحوافظ المشيجية :

Hormonal Control of Gamete and Gametangia Attraction

إن إحدى الخطوات الهامة فى الدورة الجنسية هو أن تتصل الأمشاج أو الحوافظ المشيجية إحداها بالأخرى حتى يمكن حدوث الاندماج البلازمى ، وتكون

التراكيب الجنسية فى الغالب متباعدة عن بعضها ويجب أن يتوفر تجاذب ما لكى يحدث هذا الاتصال . والهرمونات أحيانا تكون هى المسئولة عن هذا التجاذب .

والأمشاج المذكرة لجنس *Allomyces* ، أحد الفطريات الكيتريدية ، تتجاذب للحوافظ المشيجية المؤنثة قبل وأثناء انطلاق الأمشاج المؤنثة . ويرجع هذا التجاذب إلى انطلاق هرمون سيرينين Sirenin من الأمشاج المؤنثة (Machlis, 1958 a) . وإذا حدث وانجذبت الأمشاج المذكرة إلى المؤنثة ، فإن إنتاج السيرينين يتوقف . وقد حصل على السيرينين فى صورة نقية ، وهو على العكس من الأنثريديول والأوجونيول ، ليس ستيرويد بل نظير كويتربين Sesquiterpene (Nutting *et al.*, 1968) . والسيرينين له أهمية تاريخية خاصة حيث أنه أول هرمون نباتى عزل وميز كيميائيا (Machlis *et al.*, 1969) . ويمكن للسيرينين أن يجذب الأمشاج المذكرة عندما يكون تركيزه ضئيلا جدا ويبلغ $١٠^{-١٠}$ مول ، ولكنه عند التركيزات الأعلى ($١٠^{-٤}$ مول) يفشل فى جذبها . ولا تنجذب الأمشاج المؤنثة من جنس *Allomyces* للسيرينين (Carlile and Machlis, 1965) .

والفطر *Nectria haematococca* var. *Cucurbitae* – نوقش سابقا – له أيضا نظام هرمونى يتضمن الجذب المشيجى . تنتج الشعيرة الأنثوية مادة أو أكثر تسبب حدوث تغيرات محددة فى الجرثومة الكونيدية . ينعكس توزيع هذه التغيرات على السيتوبلازم وتكوين الحلمات . وتفرز الجرثومة الكونيدية عندئذ مادة تسبب نمو الشعيرة الأنثوية تجاهها وتؤدى إلى حدوث الملامسة بها (Bists and Georgopolos, 1979) .

وعديد من أفراد الميوكورالات متباينة الميسليوم ، وكما نوقش فى الفصل الثالث – الجزء الأول ، تنتج الحوافظ المشيجية بواسطة الخيوط الفطرية ذات طرز

التزاوج المختلفة . وتنتج الخيوط الفطرية لكل طراز تزاوجي مركب عطرى يمر عبر الهواء ويستحث الاستجابة فى الخيوط الفطرية من الطراز التزاوجى المعاكس . والمواد الطيارة النشطة التى تنتجها السلالة الموجبة هى ٤ - هيدروكسى ميثيل تراى سبوراتس ، بينما تلك المنتجة بواسطة السلالات السالبة هى تراى سبورينز (Nieuwenhuis and van den Ende, 1975) . ويلعب انتاج أحماض تراى سبوريك دورا إيجابيا كميكانيكية تغذية عكسية تؤدى إلى استمرارية إنتاج مصارد المواد الطيارة (Werkman and van den Ende, 1973) . وتستحث هذه المركبات العطرية النشطة تكوين الحوافظ المشيجية الأولية وتخليق كل من الكاروتين وحمض تراى سبوريك . والمزارع المتزاوجة تنتج حوالى ١٥ - ٢٠ مرة أكثر من الكاروتين المنتج فى المزارع المنفصلة لكل من طرازى التزاوج كما تنتج أيضا حمض تراى سبوريك ، الذى يمكن أن يشتق كيميائيا من بيتا - كاروتين . ويتكون حمض تراى سبوريك (شكل ٤٩) بواسطة كلا السلاليتين الموجبة والسالبة ، وإذا استبعد أى من الرفيقين فإن إنتاج الحمض يتوقف . وحمض تراى سبوريك النقى فى تركيزاته الضئيلة ($١٠^{-٨}$ مول) سوف يستحث تكوين الحوافظ المشيجية الأولية فى المزارع الموجبة أو السالبة غير المتزاوجة (Gooday, 1973; Kochert, 1978) . وإضافة حمض تراى سبوريك إلى المزارع السالبة من فطر *Blakeselea trispora* يؤدى إلى تكوين كم (يبلغ حوالى ٧٣ ضعفا) زيادة فى إنتاج الأصباغ الكاروتينية (Thomas and Goodwin, 1967) . ورغم أن أحماض تراى سبوريك تستحث التكاثر الجنسى بشدة ، إلا أنها لا تعتبر ضرورية . فطفرات الفطر *Mucor mucedo* غير القادرة على الاستجابة لإضافة أحماض تراى سبوريك إلى المزرعة وجد أنها تستطيع التزاوج وإنتاج الحوافظ المشيجية الأولية (Wurtz and Jockusch, 1975) .

التحكم الهرمونى فى استجابة الحافظة المشيجية ونمو الثمرة الجرثومية:

Hormonal Control of Gametangium Response and Sporocarp Development :

وجد Bistis (1956, 1957) أن التحكم فى نمو الجسم الثمرى القرصى للفطر الأسكى القرصى *Ascobolus stercorarius* يكون تحت تأثير هرمونى . والفطر *A. stercorarius* هو كائن ذو تباين ميسليومى فسيولوجى ولكنه مخنث ، حيث يحمل كلاً من أعضاء التذكير والتأنيث على نفس الثالوس . ويحدث الاندماج البلازمى باتصال أويده مع وعاء أسكى من طرازى تزاوج مختلفين . وإذا وضعت أويده على سطح آجار بالقرب من (وليست ملامسة) لخيوط فطرية من الطراز التزاوجى المعاكس ، فإن الخيوط الفطرية المنتجة للوعاء الأسكى سوف تتكشف . ويشير هذا إلى أن هرمون استحداث الأوعية الأسكية ينتج بواسطة الجرثومة الأويدية ، لأن هذا التأثير يحدث فقط من خلال اشعاعات تبعد حوالى ٥٠٠ ميكرون عن الخلية . ولا يوجد تحكم ظاهر للأويدة أثناء بدء مراحل نمو الوعاء الأسكى حيث أنه يكون ملتفا . وتظهر الشعيرة الأنثوية فى النهاية ، ويظهر هذا العضو استجابة كيميائية موجبة وقوية تجاه الأويدة . وإذا حركت الأويدة لوضع قريب على سطح الآجار ، فإن الشعيرة الأنثوية ستغير اتجاه التفافها وسوف تتجه دائما نحو الأويدة (شكل ٥١) . وإذا حركت الأويدة عند هذه النقطة ، فإن نمو الشعيرة الأنثوية سوف يتوقف ، وفى بعض الحالات تعود الشعيرة الأنثوية إلى الحالة الخضرية . يحدث الإندماج البلازمى ، ويكتمل نمو الحافظة المشيجية الأسكية . وتنمو الهيفات المغلفة أسفل الحافظة المشيجية الأسكية ، وتحيطها ، وتكثر لتكون النسيج العقيم للجسم الثمرى القرصى . وتظهر هذه الخيوط الفطرية

غير المغلفة نموا موجها والذى وبلا شك ينتج عن استجابة كيميائية موجبة لهرمون أو هرمونات تنتج بواسطة الحافظة المشيجية الأسكية .

وتشمل الخطوات الرئيسية للميكانيكية الهرمونية :

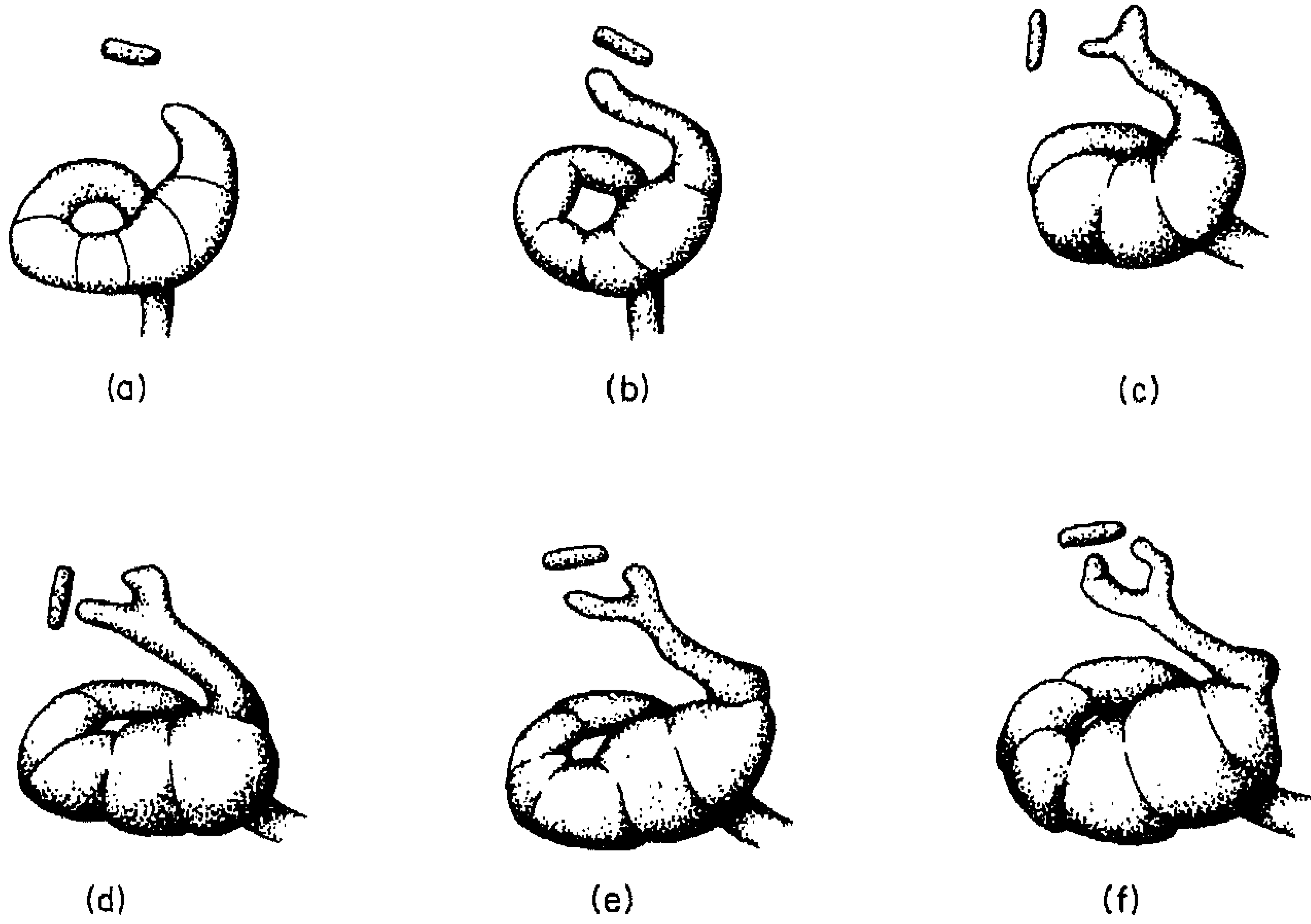
١ – تقدم منشئ الحافظة المشيجية الأسكية بواسطة الهرمون أو الهرمونات المذكرة التى تنتجها الأويدة .

٢ – النمو الموجه للشعيرة الأنثوية كاستجابة للهرمون أو الهرمونات المذكرة التى تنتجها الأويدية .

٣ – تجاذب وتكاثر هيفات الغمد كاستجابة للهرمون أو الهرمونات المؤنثة التى تنتجها الحافظة المشيجية الأسكية . ومن المحتمل أيضا أن نضج الحوافظ المشيجية الأسكية وكذلك الاندماج البلازمى يتم التحكم فيهما بالهرمونات (Bistis, 1956) .

التحكم الهرمونى فى فطريات أخرى : Hormonal Control in Other Fungi

لقد لوحظ التحكم الهرمونى فى أطوار خاصة فى فطريات أخرى . إن الفطريات التى نوقشت فى هذا الفصل بصفة خاصة تشير إلى استثناءات جيدة للتحكم الهرمونى فى مراحل نمو مختلفة . وللحصول على حالات تحكم هرمونى تكون المادة فطر متباين الميسليوم حيث يسمح للباحث بفصل مصدر الهرمون من العضو المتأثر به . وعلى أى حال ؛ فإن التحكم الهرمونى قد لوحظ فى فطر *Achlya* المتماثل الميسليوم (Raper, 1950) . ومن المحتمل أن صورا عديدة من النمو – والتى لم توضح بعد – هى أيضا تحت تحكم هرمونى ، ولكن الاثبات يكون صعبا إذا كانت الأعضاء والأنسجة متكاملة بشدة فى نفس الثالوس .



شكل (٥١) : الجذب الهرمونى للأويدة من الشـعيرة الأنثوية للفطر : *Ascobolus stercorarius* (a) عند السـاعة ٦ صباحا ، وضعت الأويدة بالقرب من الوعاء الأسكى ؛ (b) عند السـاعة ١٢ : ٦ صباحا ، طرف الحافظة الأسكية الآن يظهر استجابة تجاه الأويدة ؛ (c) ٢٥ : ٦ صباحا ، يوجد الآن نمو نتوء جانبى ، تحت طرفى كاستجابة لتغيير مكان الأويدة ، والذى تم عند الساعة ١٦ : ٦ صباحا ؛ (d) ٣٧ : ٦ صباحا ، لقد حركت الأويدة إلى وضع جديد ؛ (f) ٤٨ : ٦ صباحا ، كلا القمتين وقد استجابتا الآن لموضع الأويدة الجديد .

العوامل الغذائية والفيزيائية المؤثرة على التكاثر:

Nutritional and Physical Factors Affecting Reproduction

إن بقاء أى نوع فطرى يجب أن يعتمد على وجود رفيق متوافق يتزاوج معه ، كما يعتمد بنفس القدر على مقدرة الفطر على إنتاج كميات كبيرة من الجراثيم الحية تحت الظروف الجوية والغذائية السائدة .

ويحتاج الفطر إلى فترة من النمو الخضرى قبل تكوين التراكيب التكاثرية

والجراثيم (شكل ٥٢) . فالمواد المنتجة فى الميسليوم تستخدم فى تكوين التراكيب التكاثرية ، وهى حتى تنقص نقصا ملحوظا فى الوزن الجاف للميسليوم عندما يأخذ التجرثم محله (Madelin, 1965 b) . ومن الواضح أن أى عامل يؤثر على النمو الخضرى سوف يؤثر بصورة غير مباشرة على التكاثر .

وتؤثر تلك العوامل التى تؤثر على النمو (نوقشت فى الفصل الأول) أيضا على التكاثر . والاحتياجات البيئية والغذائية للتجرثم (إنتاج الجراثيم والتراكيب المساعدة مثل الثمار الأسكية والثمار البازيدية) هى دائما ذات نطاق أضيق من تلك التى تلائم النمو الخضرى . إذ يحدث النمو الخضرى عبر نطاق أوسع من الظروف عنها فى التكاثر . وتتشابه الظروف التى تسمح بتكوين التراكيب البسيطة الحاملة للجراثيم (غير جنسية عادة) مع تلك الظروف التى تسمح بالنمو الخضرى ، ولكنها تختلف عن تلك الملائمة لتكوين الثمار الجرثومية المعقدة (جنسية عادة) . إذ يجب توفر احتياجات خاصة للتجرثم والتى لا يتطلبها الميسليوم الخضرى . ويعتبر الضوء أحد الأمثلة على ذلك .

ولا يوجد وضع نموذجى فردى للظروف التى تلائم التكاثر ، حيث بالفعل يستجيب كل نوع بقياسات مختلفة للظروف البيئية والغذائية . وغالبية المؤثرات الخارجية على التكاثر تكون كمية ، فهى إما تقلل أو تزيد عدد الجراثيم والتراكيب التكاثرية الأخرى المنتجة . والقليل نسبيا من الظروف البيئية أو الغذائية تؤثر تأثيرا نوعيا على التكاثر ، سواء كلية أو تكون سالبة التأثير أو تؤثر على الشكل الظاهرى .



شكل (٥٢) : الثمار البازيدية للفطر *Collybia velutipes* تخرج من ميسليوم خضرى فى مزرعة .

التغذية : Nutrition

تركيز البيئة (الوسط) : Concentration of Medium

إن الأوساط عالية التركيز فى المواد الغذائية لاتكون مناسبة للتكاثر عادة . فقد زرع Klebs (1899) الفطر *Saprolegnia mixta* فى صورته الخضرية لمدة

عامين ونصف بصفة مستمرة مع إثراء البيئة التى ينمو فيها هذا الكائن بالمواد الغذائية . وعند نقل الفطر إلى الماء ، بدأ تكوين الحوامل الاسبورانجية والحوافظ الاسبورانجية خلال أيام قليلة . واستخلص Klebs من ذلك أن الفطر يتجه إلي التجرثم بعد أن يستهلك الميسليوم الخضرى المواد الغذائية الموجودة فى الوسط . وقد دعمت هذه الملاحظة بصفة عامة بالتجارب مع فطريات أخرى . فمثلا عندما خفف Timnick ومساعدوه (1952) المواد الغذائية فى الوسط الذى كان ينمو فيه الفطر *Melanconium fuligineum* عن طريق إضافة مستمرة لقطرات الماء خلال الوسط ، وجدوا تكون العديد من الجراثيم خلال ٢٤ ساعة بعد التلقيح بدلا من الاحدى عشر إلى الأربعة عشر يوما التى كان يحتاجها الفطر لذلك فى الظروف العادية . وفى بعض الحالات ، يتكون نمو فطرى كثيف فى المزرعة قبل التجرثم ويعزى ذلك إلى أن المواد الغذائية تستهلك بسرعة عالية .

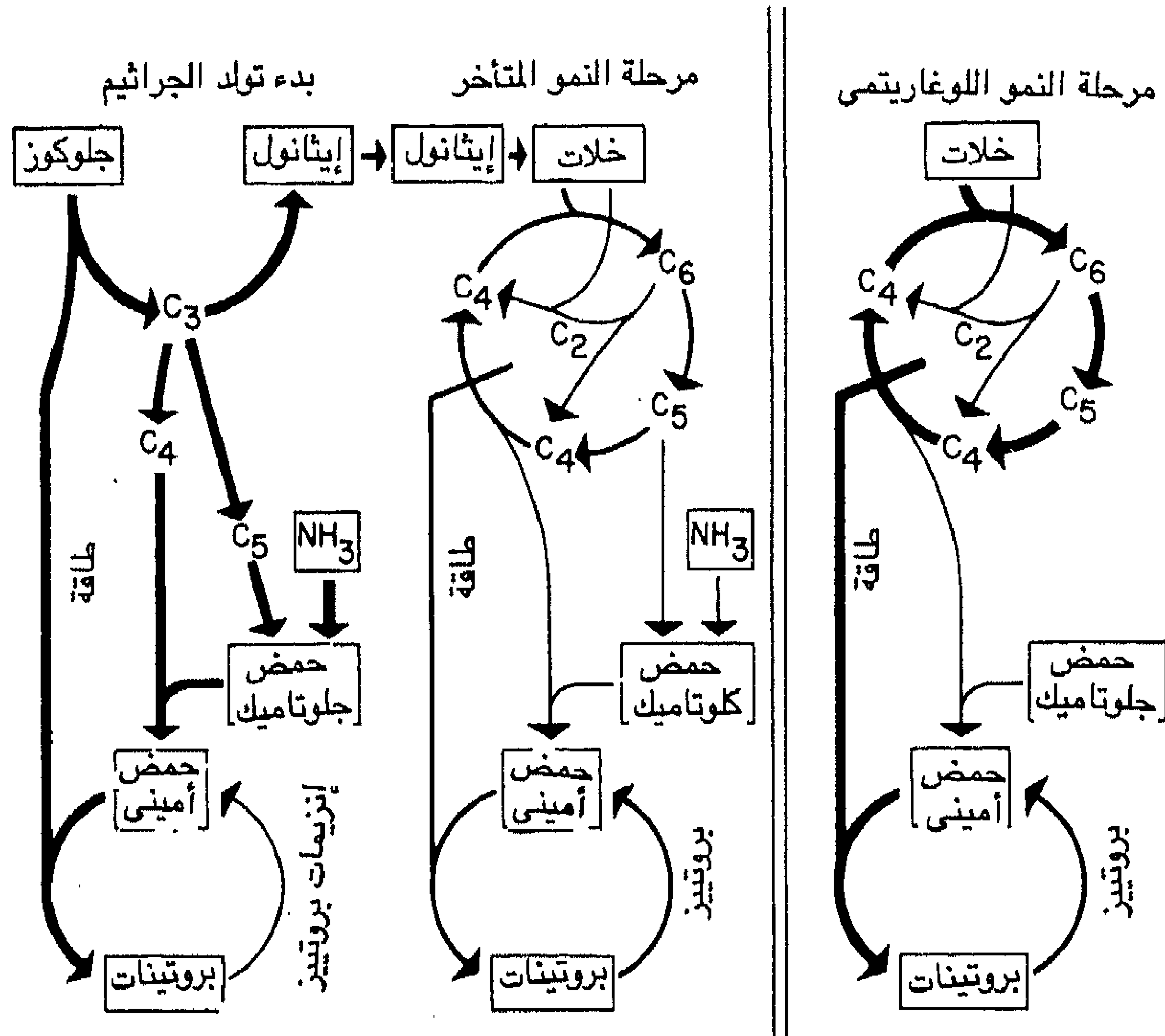
كما أن تجرثم الطفيليات النباتية فى الطبيعة يكون مصاحبا عادة للنقص فى المواد الغذائية المتاحة ؛ وعلى أى حال ، فنقص المواد الغذائية يمكن ألا يكون السبب المباشر لاستمالة تكوين التراكيب التكاثرية . فالفطريات القاطنة الأوراق مثل *Venturia inaequalis* ، *Erysiphe graminis* تنتج كونيدياتها فى الصيف بينما أوراق عوائلها لا تزال حية وتنتج أطوارها الجنسية عندما تشيخ الأوراق أو تموت (Hawker, 1957) .

ولم تفهم أسباب تثبيط التكاثر بمستويات المواد الغذائية المرتفعة . وقد اقترح غالبا أن وقف النمو الخضرى يحتمل أن يكون السبب الفعلي لاستمالة بدء التكاثر وأن تأثير مستويات المواد الغذائية المرتفعة ببساطة يؤجل المجاعة . وبعض الآراء تشير إلي ميكانيكية فسيولوجية يمكن التوصل اليها بدراسة فطر

الخميرة *Saccharomyces cervisiae* ، حيث يمكن أن يستحدث الانقسام الاختزالى والتجرثم بنقلها من وسط غنى بالمواد الغذائية إلى وسط فقير فى المواد الغذائية (Croes, 1967 a, 1967 b) . وأثناء النمو الخضرى ، يستهلك الفطر *S. cervisiae* الجلوكوز الموجود فى الوسط فى مسارات التخمر ، وينتج عن ذلك نقص الجلوكوز وزيادة كحول الايثانول فى الوسط (شكل ٥٣) . ويحدث الانقسام الميتوزى (الجسدى) فى وجود الجلوكوز . وقرب نهاية الطور اللوغاريتمى للنمو ، يحدث تغير فى مسار التنفس لدرجة أن الخلات والايثانول يتم أيضها فى مسار هوائى (يمر حمض جليوكساليك بدوره CA) . واستهلاك الخلات أو الايثانول ضرورى لتولد الجراثيم ويبدو أنه يستحث الانقسام الميوزى ، حيث أن إضافة كمية بسيطة من الجلوكوز عند هذه النقطة يؤدى إلى العودة لكل من التخمر والنمو الخضرى . وفى الحال وبعد استحداث الانقسام الاختزالى ، يبدأ إرتفاع حاد فى التنفس الهوائى يتبعه انخفاض ثابت فى التنفس ، وهذا يوضح بدء فترة الأيض عالى النشاط التى يتبعها انخفاض فى النشاط الأيضى . ويؤدى أيض الخلات إلى إمكانية تجمع الجليكوجين والدهون ، والتى تزيد من الوزن الجاف . ويوجد انخفاض ثابت فى مستويات RNA ، والذى يعكس انخفاض النشاط الأيضى فى المراحل المتأخرة لتولد الجراثيم . ولا يتغير مستوى البروتين كثيرا أثناء التجرثم ، مما يشير إلى أن الفطر يستهلك المخزون منه والذى تجمع أثناء النمو . وما يمكن ملاحظته فى الحالة المذكورة ، أن التغيرات الأيضية المتضمنة فى تكاثر الفطر *S. cervisiae* تتعلق مباشرة بالمجاعة للجلوكوز (Croes, 1967 a, 1967 b) .

ولا يؤدى نقص الغذاء إلى التجرثم فى كل الحالات ، وتحتاج كثير من

الفطريات إلى كميات كبيرة من الغذاء لانتاج ثمارها الجرثومية . ووجدت Madelin (1956 a) أن الحجم والوزن الجاف للثمار البازيدية المنتجة بالفطر *Coprinus lagopus* يتناسبان طرديا مع كمية البيئة الغذائية المتاحة . وقد نتجت ثمارا بازيدية غير ناضجة عند التركيزات المنخفضة من المواد الغذائية فقط . ويصاحب تكوين الثمار البازيدية نقصا فى الوزن الجاف للميسليوم الخضرى (Madelin, 1956 b) ، ويقودنا هذا إلى الافتراض القائل بأن المواد تؤخذ من الميسليوم لتدعيم تكوين الثمرة البازيدية .

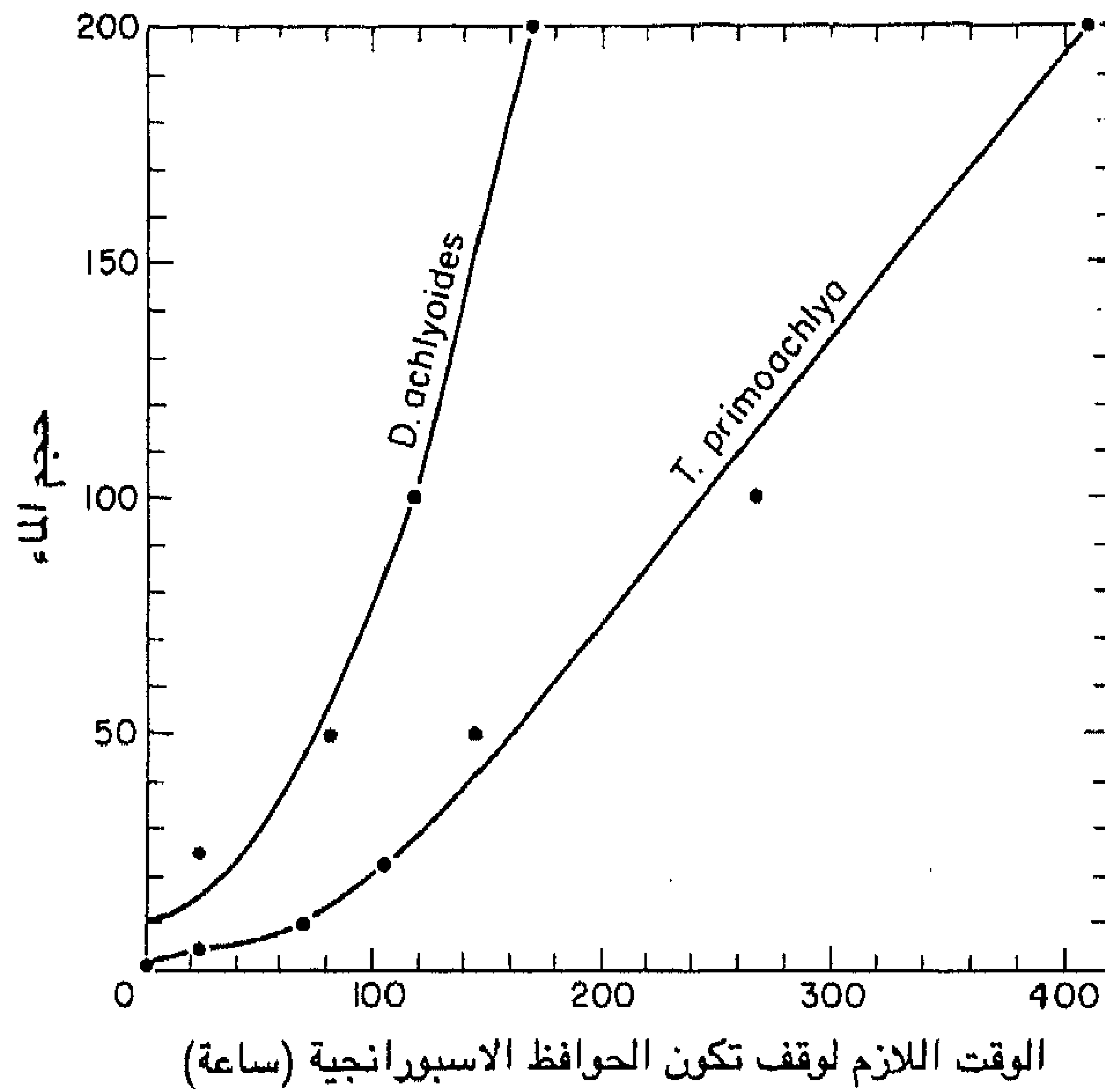


شكل (٥٣) : مقارنة بين المسارات المتضمنة لأيض الكربوهيدرات والبروتين أثناء فترة النمو النشط (يسار) ، مرحلة النمو المتأخر (وسط) ، والفترة المبكرة لتوليد الجراثيم (يمين) فى الفطر *Saccharomyces cervisiae* . يدل مدى سمك الخطوط على المعدل النسبى لتفاعل كل عملية .

كما يمكن أن يعزى تثبيط التكاثر عند تركيزات الغذاء العالية أيضا إلى افراز نواتج الأيض فى الوسط بواسطة الفطر والتى تسبب تلف البيئة بتجمع هذه المواد أو بتغيير درجة حموضتها (pH) ويفترض أن هذا التلف يثبط التكاثر دون التأثير على النمو الخضرى . ومعظم الصعوبات التى تُقابلنا فى استحداث تكوين الثمار الجرثومية فى الفطريات الأسكية والبازيدية يحتمل أن ترجع إلى نقص الامداد الغذائى الكافى دون التأثيرات الضارة التى تلى النمو الخضرى (Hawker, 1957) . وإذا كان تلف الوسط هو الذى يحد التكاثر ، فإن الأوساط الضعيفة ستلائم التكاثر أكثر لأن النمو الخضرى سيختزل ، والذى بذلك يختزل كمية المواد الأيضة الضارة المتحررة فى الوسط (شكل ٥٤) . وبهذه الطريقة ، فإن نقل الميسليوم إلى بيئة أحدث وأضعف تاركين بذلك نواتج الأيض السامة فى البيئة القديمة ، وبافتراض أن الميسليوم سينتج موادا سامة أقل فى البيئة الضعيفة ، فإننا بذلك نشجع التجرثم . وقد لاحظ Brown (1925) أن التجرثم الأقصى لجنس *Fusarium* قد حدث عند التركيز الذى يميز نقطة الفصل بين طرازى النمو فى الوسط التالف وغير التالف . وقد أعطى كل من Asthana and Hawker (1936) ، Barksdale (1962) حالات تدعم ظاهرة التثبيط الأيضى باضافة بيئة حديثة إلى المزارع التى انخفض فيها معدل التجرثم . وبذلك فإن النواتج الضارة قد خففت دون اختزال المواد الغذائية المصاحبة ، كما تكونت التراكيب التكاثرية ثانية .

التغذية الكربونية : Carbon Nutrition

تختلف الفطريات فى قابليتها لمصادر الكربون المختلفة الملائمة للتكاثر . كما أن مصدر الكربون الأفضل لتكوين التراكيب التكاثرية ليس دائما هو الذى ينتج



شكل (٥٤) : العلاقة بين حجم الماء فى الوسط ، والوقت الذى يتوقف عنده تكوين الحوافظ الاسبورانجية لكل من الفطرين *Dictyuchus achlyoides* ، *Thraustotheca primoachlya* .

أقصى نمو خضرى . ووجد Hawker (1939) أن الفطر الأسكى القارورى *Melanospora destruens* ينمو بغزارة على الجلوكوز ولكن السكروز كان أكثر ملاءمة لتجرثمة . والسكريات الثنائية وعديدات التسكر تكون أحيانا أكثر ملائمة للتكاثر عن السكريات البسيطة ، رغم أن الأخيرة أكثر ملاءمة للنمو الخضرى . والسليلوز ، الذى يتميز بعدم قابلية معظم الفطريات له ، يمكن أن يؤدى إلى التجرثم الظاهر فى بعض الحالات .

وقد يؤثر مصدر الكربون على الشكل الظاهرى للتراكيب التكاثرية . فعلى سبيل المثال ، حوافظ الجراثيم الهدبية للفطر الكيتريدى *Chytriomyces*

hyalinus كانت أكبر عندما نمى على سيليبيوز عنها على الفراكتوز (كما دعم النشا أفضل نمو خضرى) (Hasija and Miller, 1971) .

ويرجع التأثير المبدئى لمختلف مصادر الكربون إلى تركيزها . فالفطر يستهلك الجزيئات المعقدة بمعدل أبطأ من السكريات السداسية البسيطة ؛ ولهذا السبب تكون كمية الكربوهيدرات المتاحة قليلة ومكافئة التأثير لتركيزات الكربوهيدرات الأبسط . ولا يمكن تعميم هذا التوضيح تطبيقيا لأن الجلوكوز ، سكر سداسى يستهلك بسرعة ويلائم بعض الفطريات سواء للنمو الخضرى أو إنتاج التراكيب التكاثرية .

وقد يؤثر تركيز الكربون على سلوك أو الشكل الظاهرى للتراكيب التكاثرية . فإتحاد الهيفات لتكوين المزدوج النووى فى الفطر *Schizophyllum commune* يحدث بتردد أعلى بكثير عند غياب السكر عنه عند وجوده ولو بتركيزات قليلة جدا (٥ر٠ ٪ أو أعلى) (Ahmad and Miles, 1970) . وتسبب زيادة الكربوهيدرات إلى نقص فى حجم الأوعية البكنيدية لبعض الفطريات الديترية كما تؤدى أيضا إلى زيادة طول وانحناء الجرثومة (Nitimargi, 1937) . وفى أنواع من جنس *Fusarium* ، تؤدى زيادة الكربوهيدرات إلى تغيرات رديئة (زيادة التجزئة ونقص الفجوات العصارية) كما تسبب نقص عدد الحواجز العرضية المتكونة (Horne and Mitter, 1927) .

التغذية النيتروجينية : Nitrogen Nutrition

تختلف الفطريات فى قابليتها لاستهلاك مصادر النيتروجين المختلفة لتكاثرها ، كما أن المصدر النيتروجينى الذى يعطى نموا خضريا جيدا يحتمل الا يناسب

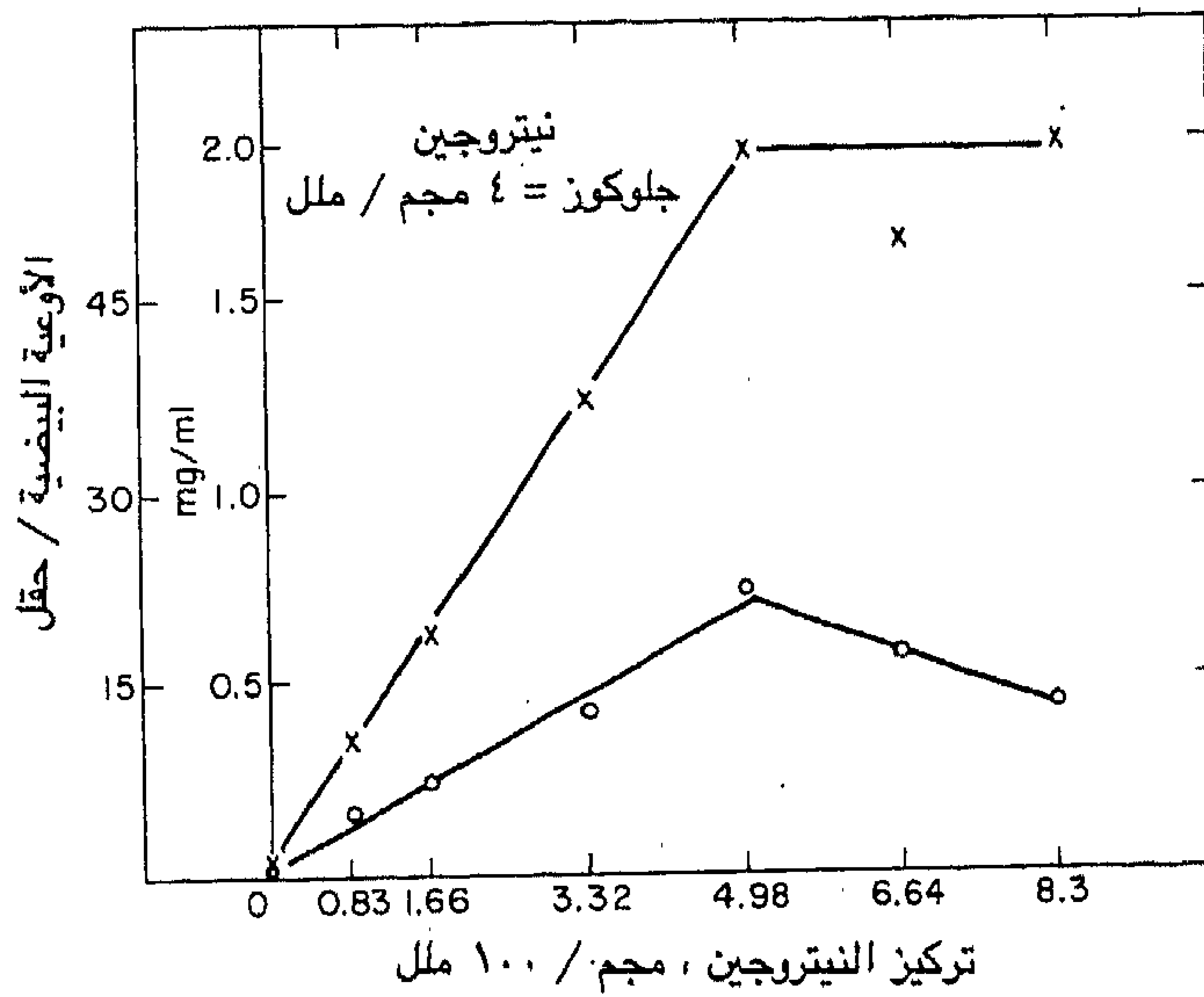
التكاثر . فالأسبارجين مثلا هو مصدر نيتروجينى جيد للنمو الخضرى ، ولكنه يوقف التكاثر بصورة عامة . وربما يرجع التأثير التثبيطى للأسبارجين إلى تجمع الأمونيا أثناء مرحلة النمو الخضرى ، والتى تجعل الوسط قلويا وتثبط بالتالى التكاثر (Cochrane, 1958; Hawker, 1957) ، أو بدلا من ذلك قد تكون الأمونيا الموجودة فى الوسط فى صورة غاز وسامة . وفى دراستهم على أنواع *Phytophthora* ، وجد .Leal *et al* (1970) أن تجمع الأمونيا كغاز يعتبر ساما ويثبط تكوين الحوافظ البيضية ولكن زيادة درجة الحموضة وتجمع أيونات الأمونيا فى الوسط لم يؤثرا على التكاثر .

وأقل كمية نيتروجين تؤدى إلى التجرثم تكون بصفة عامة أعلى من تلك التى تلائم نموا خضريا مبعثرا لأن يأخذ محله (شكل ٥٥) ، ولكن عند تركيزات النيتروجين الأعلى يصبح النمو غزيرا ويثبط التجرثم . وقد يرجع تثبيط التجرثم عند تركيزات النيتروجين الأعلى إلى استهلاك موادا غذائية ضرورية أخرى بواسطة الفطر أو إلى تجمع نواتج الأيض السامة (Hawker, 1957) .

ويمكن أن يتغير الشكل الظاهرى للتراكيب التكاثرية بتباين تركيز النيتروجين. فيختزل تركيز النيتروجين العالى عدد الحواجز العرضية فى كونيديات جنس *Fusarium* (Brown and Horne, 1926) . والأوعية البكنيدية للفطر *Phyllosticta antirrhini* تكون ضعف الحجم عند تنميتها على بيئة تحتوى على ملح أمونيومى عنها لو نميت على بيئة تحتوى على الألانين (Maiello and Cappellini, 1976) .

كما يؤثر مصدر النيتروجين أيضا على بعض خصائص التكاثر . فتكوين الطور ثنائى المجموعة الصبغية اللازم للدورة التزاوجية الجانبية ، يلائمه كثيرا

إضافة النيتروجين فى صورة نترات وليس فى صورة أسبارجين أو أمونيوم فى الفطر *Verticillium albo-atrum* (Ingle and Hastie, 1974) . وتلائم بعض مصادر النيتروجين عن غيرها خروج الجراثيم الأسكية للفطر *Leptosphaerulina briosiana* (Pandey and Wilcoxon, 1967) .



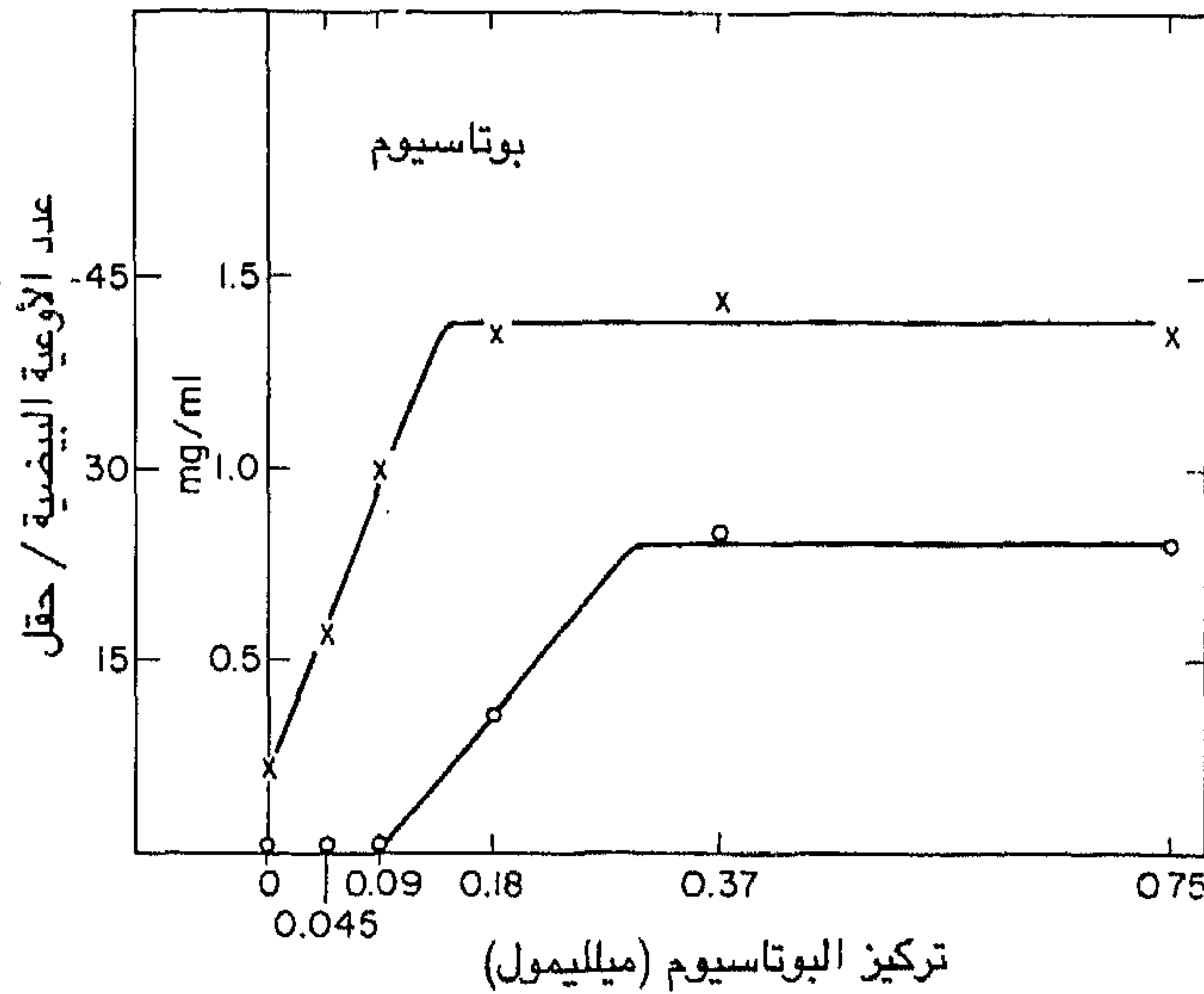
شكل (٥٥) : تأثير تركيز النيتروجين على النمو الخضرى (X) والتكاثر (O) .

المعادن والڤيتامينات : Minerals and vitamins

نوقشت العناصر المعدنية الضرورية والڤيتامينات فى الفصل الأول . ويحتاج تكوين التراكيب التكاثرية تركيزات أعلى من المعادن أو الڤيتامينات عن تلك اللازمة للنمو الخضرى . وعند الحد الأدنى من تركيز المعدن اللازم للنمو

الخضرى ، لا يحدث تجرثم (شكل ٥٦) . وعلى سبيل المثال ، رغم أن فطر عش الطائر *Cyathus stercoreus* سينمو خضريا على بيئة لا تحتوى على أيونات الكالسيوم ، فلن يأخذ تكوين الجسم الثمرى البازيدى محله فى غياب هذه الأيونات (Lu, 1973) . وبنفس الطريقة قد يواجه فطر ما نقصا جزئيا للفيتامين ، وهذا النقص الجزئى قد يظهر كعدم مقدرة الفطر على التجرثم رغم أن نموه الخضرى يكون جيدا . فمثلا سينمو الفطر *Sordaria fimicola* خضريا على بيئة خالية من البيوتين ولكنه لن يكون ثمارا أسكية قارورية إلا إذا أضيف البيوتين (Barnett and Lilly, 1947 a) . وعموما فإن الفيتامينات التى تناسب النمو الميسليومى تلائم أيضا التكاثر اللاجنسى ، ولكن التركيزات المطلوبة للتكاثر الجنسى تكون مختلفة تماما (Hawker, 1957) .

والحد الأمثل للفيتامين الناقص يمكن أن يقاس بتركيز العناصر الغذائية المتاحة الأخرى أو بنوع الكربوهيدرات . حيث تزداد كمية الثيامين المطلوبة لنمو الثمرة الأسكية القارورية للفطر *Ceratostomella fimbriata* كلما زادت كمية الكربوهيدرات المتاحة (Barnett adn Lilly, 1947 b) . وبنفس الطريقة ، ترفع الكمية المتاحة من الثيامين المستوى الأمثل للكربوهيدرات اللازم للتجرثم فى بعض الفطريات ، ويعزى ذلك إلى أن الثيامين يسرع من استهلاك الجلوكوز ويبلغ إلى حافة المجاعة (Hawker, 1950) . وتحتاج أنواع من *Pythium* أو *Phytophthora* وغيرها إلى الستيرولات للتكاثر اللاجنسى والجنسى ولكن ليس للنمو الخضرى (Hendrix, 1970) .

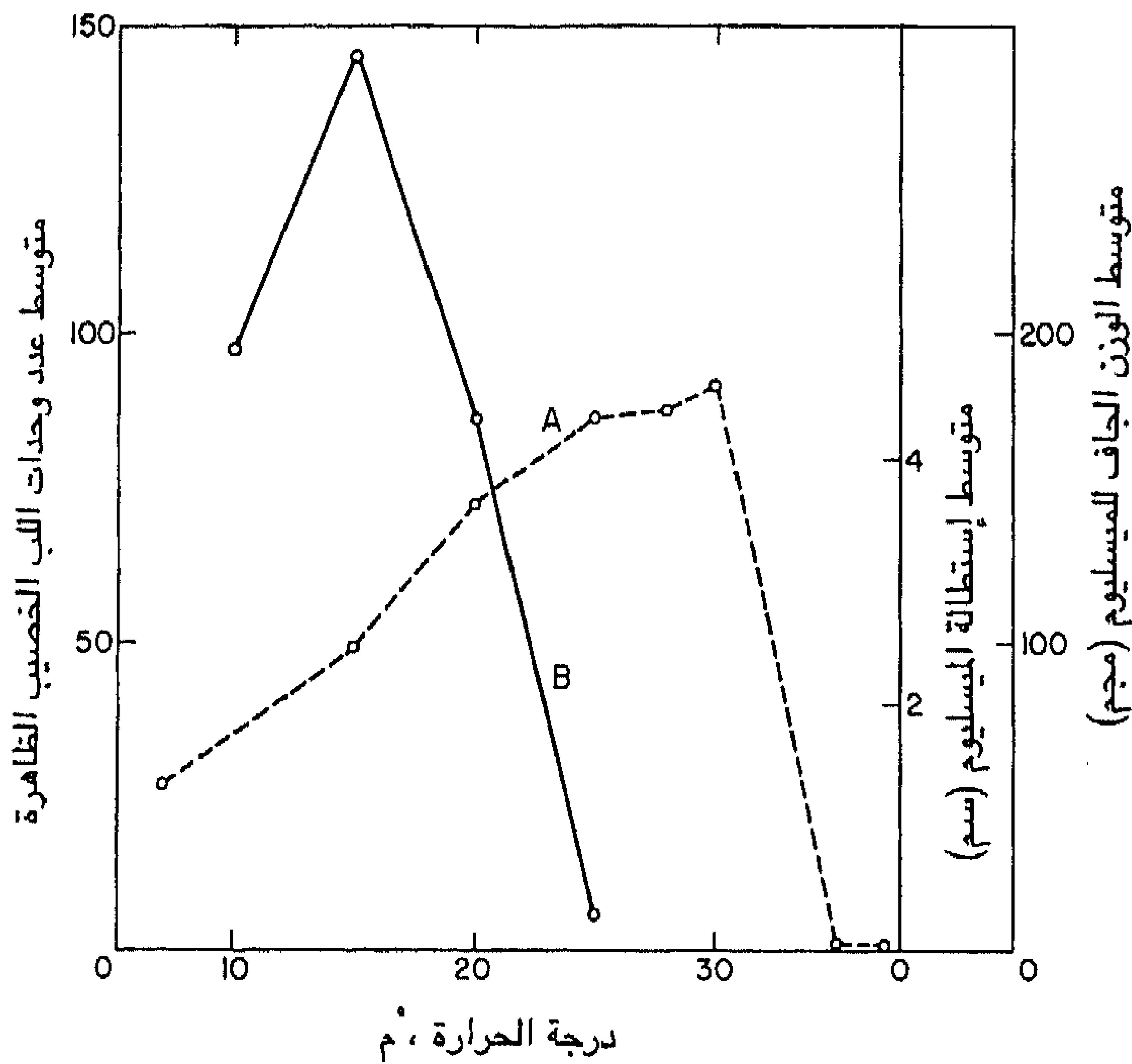


شكل (٥٦) : تأثير تركيز البوتاسيوم على النمو الخضرى (X) وتكوين الحوافظ البيضية (O) فى الفطر *Achlya ambisexualis* . لاحظ أن التركيز الأمثل من البوتاسيوم اللازم للنمو الخضرى يكفى التجرثم الضئيل بصعوبة .

العوامل الفيزيائية : Physical Factors

ناقشنا العوامل الفيزيائية التى تؤثر على النمو فى الفصل الأول . وتشمل هذه العوامل الحرارة ، الحموضة ، الضوء ، الرطوبة ، ثانى أكسيد الكربون ، والأكسيجين . وبصورة عامة ، تكون الاحتياجات الفيزيائية للتكاثر أكثر تحديدا عن تلك اللازمة للنمو الخضرى . فعلى سبيل المثال ، يوجد عادة نطاق واسع من درجات الحرارة يسمح للنمو بأن يحدث . ولكن هذا النطاق يتضمن نطاقا أقل يسمح بالنمو الخضرى وأقل جدا للتكاثر ، ولكنه لا يزال يسمح بالنمو الخضرى (شكل ٥٧) . وقد تتشابه الدرجة المثلى لكل من النمو الخضرى والتكاثر أو تختلف . وإذا لم تتشابه الدرجتان فإن الدرجة المثلى للتكاثر قد تكون إما أعلى أو

أقل من درجة النمو الخضرى . وعلى عكس نمو الميسليوم الخضرى ؛ فإن تكاثر بعض الفطريات يمكن استمالته بالتجفيف . فمثلا ، الثمار البازيدية للفطر *Gloeophyllum saepiarium* ستتكون فى المزرعة إذا عرض الميسليوم الخضرى لفترات من الجفاف فقط (States, 1975) .



شكل (٥٧) : مقارنة النمو الخضرى وإنتاج الثمار البازيدية لعزلة من *Sphaerobolus* وتأثرها بدرجة الحرارة . مفتاح : A ، نمو خضرى ؛ B ، كتل اللب الخصيب التى ظهرت بعد ٣٨ يوما .

والتهوية عادة هى أحد العوامل الهامة جدا للتكاثر . فالفطريات عموما لا تتجرثم فى الأوساط رديئة التهوية أو فى مزرعة فى إناء مغلق بإحكام ، ومن الجهة الأخرى ، فإن التجرثم يلائمه تعريض المزرعة لتيار هواء . ومن العوامل الهامة أيضا نقص الأكسيجين ، زيادة ثانى أكسيد الكربون الناتج من التنفس ، تغير الرطوبة النسبية ، ويحتمل تجمع نواتج الأيض العطرية .

الضـــــوء : Light

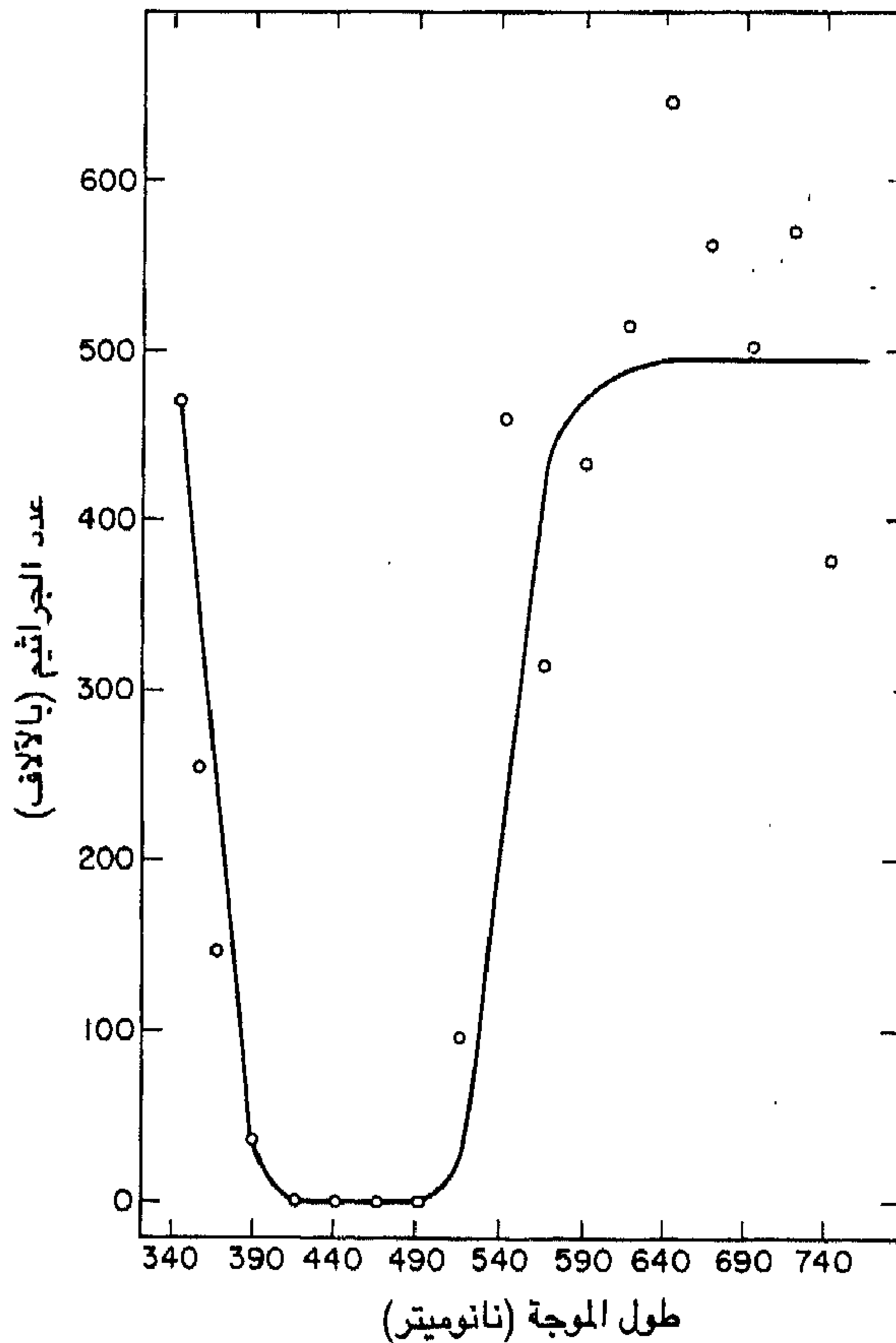
إن تأثير الضوء على التكاثر فى الفطريات أمر معقد جدا . فالأنواع شديدة القرابة أو حتى العزلات المختلفة من نفس النوع يمكن أن تختلف فى استجابتها للضوء . كما أن مختلف مراحل النمو أو أنواع الجراثيم لنفس العزلة يمكن أن يكون لها متطلبات ضوئية متباينة . إن شدة الضوء ، وفترته ، وكذلك نوعه كل ذلك له دوره فى التأثير العام للضوء على فطر ما .

وعموما ، فالضوء إما أن يكون له تأثير إيجابى أو تثبيطى على تكوين التراكيب التكاثرية والجراثيم فى الفطريات . ويمكن تقسيم الفطريات إلى خمس مجموعات على أساس استجابتها للضوء :

(١) تلك التى تبدو ظاهريا غير متأثرة بالضوء ؛ (٢) تلك التى يتناقص التجرثم أو يقف عند التعرض للضوء (شكل ٥٨) ؛ (٣) تلك التى تحتاج تبادل فترات إضاء وإظلام لتتجرثم ؛ (٤) تلك التى يمكنها إنتاج جراثيما حية فى الظلام التام ولكنها تتجرثم بغزارة أكثر بتعرضها للضوء ؛ (٥) تلك التى تحتاج الضوء لكى تنتج تراكيبا تكاثرية وجراثيما .

ميكانيكية الاستجابة الضوئية Mechanism of Photoresponse :

إن أطوال الموجات الضوئية سواء المشجعة أو المثبطة للتجرثم تقع - أغلب الأحيان - فى نطاق الطيف البنفسجى ، الأزرق ، الأخضر المزرق ، قرب فوق البنفسجى ، أو فوق البنفسجى . وأحيانا يمكن أن تظهر الموجات الصفراء ، الحمراء ، أو الحمراء الطويلة تأثيرات . وعرفت حالات قليلة يمكن أن يلغى فيها تأثير موجة ضوئية بموجة ضوئية أخرى . فعلى سبيل المثال ، يتم تثبيط تجرثم الفطر *Botrytis cinerea* بتعريضه للضوء الأزرق ، ولكن هذا التثبيط يمكن أن يلغى ويستأنف التجرثم إذا تبع التعريض للضوء الأزرق تعريضا للضوء الأحمر



شكل (٥٨) : فعل تشتت الضوء المثبط لتكوين الكونيديات بواسطة الفطر *Alternaria tomato* .

الطويل والفوق بنفسجى . والتأثير المشجع للضوء الأحمر الطويل يمكن أن يلغى بالتعريض المتتابع للضوء الأحمر أو الأزرق . والضوء الأخير الذى عرض له الفطر *B. cinerea* هو ذلك الضوء الذى يتحكم فى الاستجابة (Tan, 1975) .

ولكى يظهر التحكم على الفطر ، يجب أن يستقبل الضوء فى البداية مستقبل ضوئى – وهو مركب كيميائى داخل الفطر – وبالتالى تتغير المسارات الأيضية . والتأثيرات الكيميائية الحيوية للضوء على التحولات الغذائية معقدة وفى الحقيقة غير معروفة . ولكى تقوم المادة الكيميائية بوظيفة المستقبل الضوئى ، يجب أن تكون لها القابلية لامتصاص طول الموجة الضوئية المؤثرة . وماهية المادة أو المواد المستقبلة للضوء غير معروفة ، ولكن مركبات مختلفة تشمل البورفرين ، التريدين ، الكاروتينات ، والفلاڤينات قد سجلت فى الفطريات الحساسة للضوء ؛ ويجب الأخذ فى الاعتبار أن أى منها يمكن أن تقوم بوظيفة مستقبل ضوئى . وكل من الكاروتينات والفلاڤينات هى صبغات صفراء ولها القدرة على امتصاص الضوء فى المدى الأزرق (وهو المدى الأكثر استهلاكا من الضوء) . وأحد الڤلافينات الذى يمكن أن يتميز بأنه مستقبل ضوئى هو الريبوفلاڤين ، حيث له المقدرة على امتصاص كل من الضوء المرئى والأشعة فوق البنفسجية . وتلائم فكرة التيار فى أغلب الأحيان المظهر القائل بأن الفلاڤينات تقوم بوظيفة المستقبلات الضوئية ويفترض أن الضوء يؤثر فى الاستجابة الضوئية بواسطة (١) تحطيم الريبوفلاڤين أو (٢) بعث نشاط فى نظام انتقال إليكترونى متضمنا مركب فلاڤوبروتين (Carlile, 1965) . ففى حالة الاستحثاث الضوئى ، فإنه يحدث نشاط أيضى مطابقا للمسار (٢) المذكور بأعلى وبالتالى تحدث الاستمالة . واقترح Lukens (1963) أن الميكانيكية المسئولة عن التثبيط الضوئى هى تحطم الفلاڤين اللازم

للتجرثم . والإقتراح المضاد هو أن الضوء يستحث مسار انتقال اليكتروني في الفلافوبروتين والذي يوقف النشاط في المسارات الأيضة الأخرى (Carlile, 1965) .

والتغيرات الكيميائية الحيوية التي تحدث كنتيجة لتأثيرى الضوء التنشيطي أو التثبيطي غير معروفة جيدا بصفة عامة . وعلي أي حال ، لوحظ أن الضوء يغير مستوى بعض المحتويات الخلوية وهو لذلك يغير الأيض . فتعريض الفطر *Blastocladiella emersonii* لضوء أبيض يسبب كبر حجم الحوافظ الجرثومية جدا عن تلك المزروعة في الظلام كما يؤدي إلى تأخير نضجها وانطلاق الجراثيم الهدبية (Cantino and Herenstein, 1959) . وترجع تأثيرات الضوء علي الحوافظ الجرثومية للفطر *B. emersonii* إلى زيادة معدل تثبيت ثاني أكسيد الكربون ، إمتصاص الجلوكوز ، إنتاج الأنوية ، تخليق DNA ، تخليق البروتين ، وتخليق عديدات التسكر (Goldstein and Cantino, 1962) . ويحتمل أن يكون المستقبل الضوئي في الفطر *B. emersonii* بورفيرين ذو رابطة بروتينية يشبه السيتوكروم (Cantino, 1966) .

وقد تتغير استجابة الفطريات للضوء بتغير عمرها أو بعض الظروف المزرعية مثل تركيب البيئة أو درجة الحرارة .

الاستجابة للضوء : Photoinduction

يعتبر الضوء لازما لتكاثر عديد من فطريات الطوائف المختلفة . ورغم أن التكاثر قد يتطلب ضوءا ، فإن بعض مراحل النمو فقط هي التي تعتمد على الضوء ، أو بمعنى آخر ، أن التراكيب المختلفة داخل الثمرة الجرثومية تختلف

استجابتها للضوء . فبادئات الفطر الأسكى القرصى *Sclerotinia sclerotiorum* ستتكون فى الظلام ، ولكن الضوء يكون ضروريا لنمو أقراص القلنسوة (Purdy, 1956) . والضوء مطلوب فقط لنمو القلنسوة فى الفطر البازيدى *Lentinus tuber-regium* (Golleymore, 1949) والتحكم الضوئى يكون أكثر تعقيدا فى نمو الجسم الثمرى القرصى فى الفطر الأسكى *Pyronema domesticum* (Moore-Landecker, 1979 a, 1979 b) . إذ توجد حاجة مطلقة للضوء لتكوين الحوافظ المشيجية ، التى تتطلب حوالى ١٢ ساعة تعرض للضوء لاكتمال نموها . وبعد نمو الحوافظ المشيجية يمكن أن تنمو الهيفات الأسكية والأكياس الأسكية فى الظلام ولكن نموها يتشجع أكثر بتعريض إضافى للضوء . وتنضج الجراثيم الأسكية بصورة أفضل إذا تم تبادل الضوء والظلام وقت نموها ، والتعرض للضوء المستمر يثبط نضج الجراثيم الأسكية . أما نمو الجهاز العقيم ، والذى يحدث على فترات ، فلا يعتمد على الضوء بعد بدء تكون الجسم الثمرى القرصى رغم أن النمو قد يختلف بتغير طول أو شدة الضوء المعرض له .

وجرعة الضوء المطلوبة لاحداث التكاثر تتباين جدا من نوع إلى آخر . فالتعريض لـ ١ر٠ شمعة / قدم لمدة ٥ ثوان تزيد تكوين الثمار البازيدية للفطر *Coprinus lagopus* (Madelin, 1956 b) . وبالمقارنة ؛ فإن تكوين الثمرة البازيدية فى الفطر *Cyathus stercoreus* يتطلب ٩ر٢ يوما من التعريض عند ٢٤٠ شمعة / قدم (Lu, 1965) . ويتناقص وقت التعرض للضوء المطلوب لبعض الفطريات كى تتجرثم بازدياد شدة الإضاءة ، مما يدل على أن الجرعة الضوئية المطلوبة عند طول موجى معين تظل ثابتة . فمثلا ، الفطر *C. stercoreus* يحتاج تقريبا إلى ٢٠٠ر١٧ شمعة / قدم / ساعة عند درجة حرارة ٢٥°م لبدء تكون

الثمرة البازيدية (Lu, 1965) . وإضافة إلى ماسبق ، وجد أن الجرعة المطلوبة تتناقص كلما قصر طول الموجة الضوئية .

مصاحبة التنشيط الضوئى مع التثبيط الضوئى :

Photoinduction in Combination with Photoinhibition

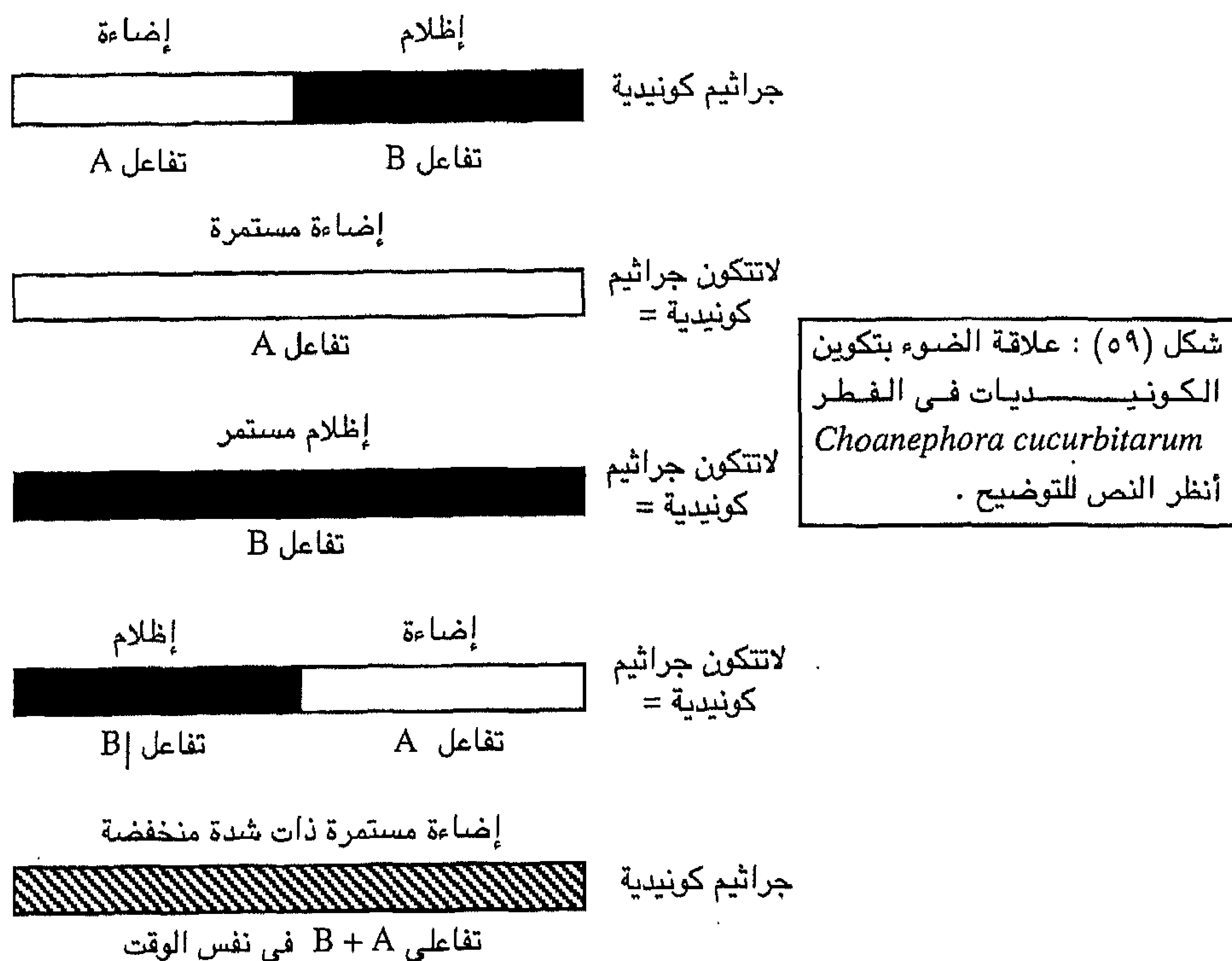
إن تبادل الضوء والظلام لهو عامل بيئى ثابت فى الطبيعة . وتحتاج الفطريات لكل من الضوء والظلام لتكمل تكوين التراكيب التكاثرية . وتبادل الضوء والظلام قد يكون مطلوبا للتجرثم ، وقد ينظم الدورات ، أو ينتج عنه دوائر فى المزارع الفطرية .

والفطر الديتيرى *Stemphylium botryosum* لا يتجرثم مطلقا أو يكون جراثيما قليلة فقط فى الظلام المستمر ، أما فى الضوء المستمر فإنه يكون حوامل كونيدية عقيمة . والتجروثم الغزير يتم الحصول عليه فقط عند تبادل الاضاءة والاظلام . ويحتاج هذا الفطر إلى ضوء فوق بنفسجى لانتاج الحوامل الكونيدية ، أما مرحلة النمو التالية ، والتى تتكون خلالها الكونيديات ، فتحتاج إلى إظلام . وأطوال الموجات ذات القدرة على تثبيط تكوين الجرثومة الكونيدية تكون فى نطاق ٢٤٠ إلى ٦٥٠ نانوميتر . ويعتمد طول فترة الاظلام اللازمة على درجة الحرارة (Leach, 1968) .

ومثال ثان هو الفطر الزيجى *Choanephora cucurbitarum* ، والذى يحتاج لكل من الضوء والظلام لتكوين الجراثيم الكونيدية ، رغم أن تكوين الحوافظ الجرثومية لا يتأثر بالضوء . وتعريض مزارعه لضوء مستمر (٦٥ شمعة / قدم) ، لظلام مستمر ، أو تعريضها يومين للظلام يتبعهما إضاءة لا يسمح بتكون

الجراثيم الكونيدية . وعلى أى حال ، فتعريض المزارع إما إلى الضوء لمدة يومين تتبع بالظلام أو إلى إضاءة مستمرة ذات شدة منخفضة (أقل من شمعة واحدة / قدم) فإنه يؤدى إلى التجرثم . وعندئذ اقترح Barnett and Lilly (1950) أن الضوء أو الظلام يؤثران على التتابعين الأيضيين A ، B . فلو افترضنا أن الضوء يحتاج إليه التتابع A ولكنه يثبط التتابع B ، وأن الناتج (أو النواتج) من A مطلوبة قبل أن يحدث التتابع B . فإن اكتمال كلا التتابعين يكون مطلوبا قبل تكون الجراثيم الكونيدية . ولهذا السبب فإن المزارع المحضنة تحت ظروف إضاءة مستمرة ستسمح فقط بالتفاعل A لأن يحدث . وتلك المزارع المحضنة إما فى إظلام دائم أو إظلام متبوع بضوء فلن تسمح بحدوث التفاعل A ؛ وبالتالى ، فلن يحدث التفاعل B .أما الضوء المستمر ذو الشدة الضئيلة فيسمح بحدوث كلا التفاعلين فى نفس الوقت . (أنظر شكل ٥٩) .

وتحدث العمليات الطبيعية فى بعض الفطريات متزنة على فترات كل ٢٤ ساعة تقريبا تحت الظروف الطبيعية . ويحدث هذا الاتزان فى كائنات عديدة أخرى غير الفطريات ويسمى الاتزان الدائرى ، أو الساعة الحيوية كل ٢٤ ساعة . ولجنس *Pilobolus* إتزان دائرى . فدورة تكوين الحافظة الجرثومية فى *Pilobolus* تحدث فقط بتبادل الضوء والظلام ، وسينتج الفطر محصولا يوميا من الحوامل الاسبورانجية التى تنتظم تماما فى مراحل نموها (تحدث فى نفس الوقت يوميا) . ويحدث نضج الحوامل الاسبورانجية فى الصباح عادة (شكل ٦٠) ولكنها يمكن أن تحدث فى أى وقت من النهار أو الليل بتغير مناوبة فترة الـ ١٢ ساعة إضاء وإظلام . ورغم أن تبادل الاضاءة والاظلام ضرورى لتنظيم الساعة



شكل (٥٩) : علاقة الضوء بتكوين الكونيديات فى الفطر *Choanephora cucurbitarum* أنظر النص للتوضيح .

الحيوية ، فإن الحوامل الاسبورانجية ستتكون فى الظلام التام ، ولكن إنتاج كل من الحامل الاسبورانجى والحافظة الجرثومية سيحدث فى الاضاءة المستمرة (McVickar, 1942) .

وتنتج فطريات عديدة حلقات مركزية من الجراثيم أو الثمار الجرثومية والميسليوم الخضرى عند تعريضها لتبادل الضوء والظلام . وكقاعدة يوجد طرازين من الاستجابة للضوء والظلام تتضمنهما حالات تكوين الحلقات :

١ – التراكيب التكاثرية تكون أكثر غزارة فى الحلقات المعرضة للضوء ، فى



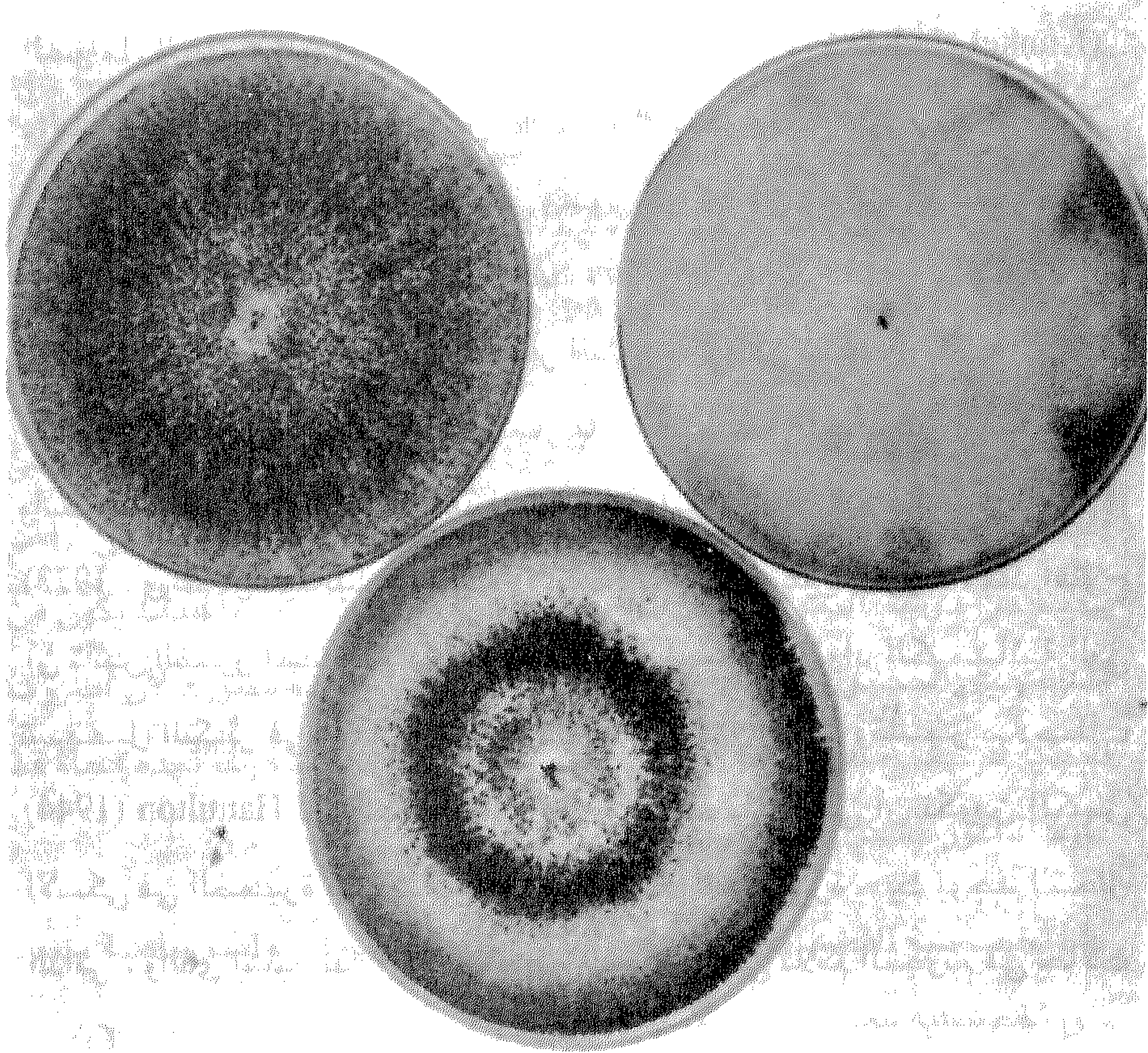
شكل (٦٠) : النمو الميقاتى للحوامل الاسبورانجية فى جنس *Pilobolus* . كل حامل اسبورانجى يحمل حافظة جرثومية فردية سوداء .

حين يتكون الميسليوم الخضرى فى الظلام . وهذه الفطريات إما تحتاج للضوء لتكوين التراكيب التكاثرية أو تكونها بغزارة أكثر فى الضوء عنه فى الظلام . والفطر *Trichoderma lignorum* فى شكل ٦١ يتبع هذا الطراز .

٢ - التراكيب التكاثرية تكون أكثر غزارة فى الحلقات المعرضة للظلام ، بينما يتكون الميسليوم الخضرى فى الضوء .

كما أن تبادل درجتى حرارة يمكن أيضا أن يسبب التحليق ، وفى بعض الأنواع يمكن استحداث التحليق إما بتبادل الضوء والاظلام أوبتبادل درجتى حرارة ، وأى تغير عن درجة الحرارة المثلى (سواء أعلى أو أقل) يفترض أنه يقلل

النمو الخضرى ، والذى يكون مصحوبا بزيادة فى التكاثر (Ellis, 1931; Hafiz, 1951) .



شكل (٦١) : تأثير الضوء على تجرثم الفطر *Trichoderma lignorum* . المزرعة لأعلى يسار نميت فى ضوء مستمر ، وهى غامقة بسبب التوزيع المنتظم للجراثيم . المزرعة لأعلى يمين نميت فى ظلام مستمر ولا تحتوى أية جراثيم . المزرعة السفلى نميت فى ظروف تبادل إضاءة وإظلام . النمو المتكون أثناء تعريضها للضوء يظهر كحلقات غامقة ، بسبب تكون الجراثيم ، فى حين النمو المتكون فى الظلام يكون فاتحا ، بسبب تغيب الجراثيم .

الاضرار والعوائق الميكانيكية : Injury and Michanical Barriers

إن أى إضرار بالميسليوم ، مثل التقطيع أو التفكيك ، يستميل عادة تكوين التراكيب التكاثرية . فعند تقطيع وتفكيك مزارع الفطر *Alternaria solani* ، فإن الحوامل الكونيدية تبرز من نهايات الهيفات المكسورة (Kunkel, 1918) . والأجسام الثمرية القرصية لجنس *Pyronema* تتكون على طول خط القطع فى المزرعة أو يمكن استمالة تكونها فى وجود بللورات من مواد كيميائية سامة (Robinson, 1926) . والفطر *Schizophyllum commune* يحتاج بالضرورة إلى تكوين المزدوج النووى لكى يكون الثمار البازيدية ، ولكن تفكيك أو قطع الهيفات أحادية النواه سيؤدى إلى إنتاج ثمار بازيدية أحادية المجموعة الصبغية . واستجابة الفطر *S. commune* هذه تحكمها عوامل وراثية (Leonard and Dick, 1973) . ورغم أن ميكانيكية التحكم والاستجابة للضرر غير معروفة ، فقد اقترح أن تأثير الضرر المحدود يمكن أن يتمثل فى انسياب المواد الكيميائية التى تستميل التكاثر فى الخلايا المضارة (Hawker, 1957) . وتشير ملاحظات Lindegren and Hamilton (1944) إلى تدعيم ذلك وهى أن تكوين الكيس الأسكى فى الخميرة يحدث فقط فى بروتينات المستعمرة حيث يوجد التحلل الذاتى ، والذى يشير بذلك إلى أن نواتج التحلل الذاتى تلائم التجرثم فى حالات محددة .

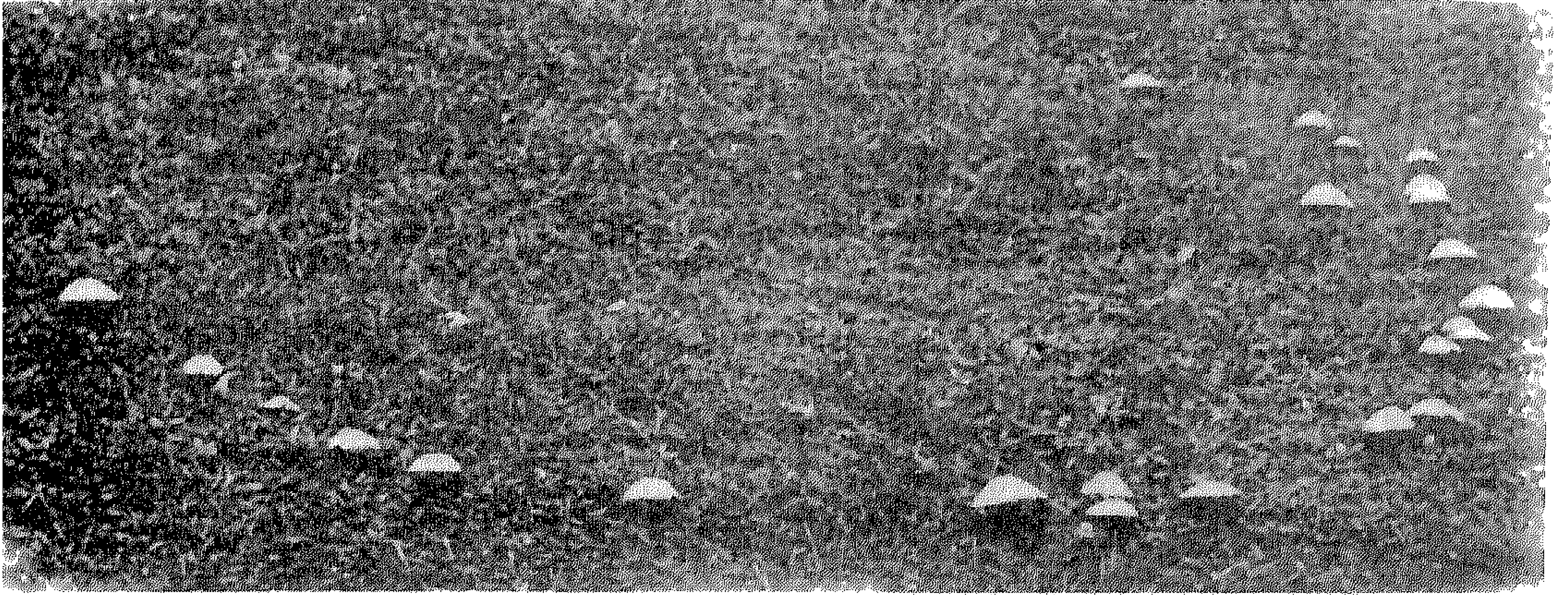
وفطريات مثل *Pyronema* تكون تراكيبها التكاثرية بمجرد وصول نموها إلى حافة طبق بترى أو عائق ميكانيكى آخر ، مثل قضيب زجاجى أو التجزئة فى الطبق . وقد لوحظت استجابة مماثلة فى الطبيعة . والفطر التحت أرضى *Hymenogaster luteus* يميل إلى تكوين ثماره البازيدية فى اتصال مع سطح

صلب مثل طبقة من الطمى ، الأحجار ، أو جذور الأشجار (Hawker, 1954) . وميكانيكية تأثير الحاجز الميكانيكى غير معروفة .

التكاثر فى البيئة الطبيعية : Reproduction in the Nature Habitat

إذا تابعت الفطريات فى بيئاتها الطبيعية فإنك ستلاحظ أنها متخصصة جدا فى حدوثها على طرز خاصة من الطبقات التحتية ؛ فهى عادة تحدث على النباتات أو المخلفات النباتية لأنواع معينة وأحيانا توجد فقط على جزء معين من النبات ، على الحشرات وأيضا قد توجد على جزء معين فقط من نوع حشرى محدد ، على روث نوع معين من الحشرات ، أو على مادة حرقت حديثا . كما قد تحدث الفطريات أيضا فى طرز خاصة من الأنفاق فى البيئة ، مثل السهول ، الأراضى الخشبية ، أو الحقول المفتوحة . وإضافة لما سبق ، فإن الفطريات تثمر فى أوقات معينة من موسم النمو ويحتمل أن يكون ذلك بصورة طارئة . وأحيانا يكون من المستحيل الحصول على نوع فطرى معين فى وقت ما لمدة سنوات لأن الظروف البيئية لم تسمح له بالتكاثر ، ولكن أثناء موسم تكاثر ملائم فإنك تجده فجأة قد عاود الظهور (شكل ٦٢) .

وتخصصية الفطريات للحدوث فى أنفاق بيئية خاصة أو مواسم خاصة يتحدد بأى تخصصية للعوائل التى يكون لها توزيع بيئى أو موسمى ضيق وبقابلية الفطر للنمو خضريا أو إعادة إنتاجه تحت هذه الظروف البيئية الطبيعية التى تسمح بذلك . والفطر سواء فى الطبيعة أو المعمل سيكون ثماره الجرثومية إذا توفرت متطلباته الغذائية وجميع ظروفه البيئية (الحرارة ، الضوء ، الحموضة ، الرطوبة ، ويحتمل تهوية الطبقة التحتية) داخل النطاق الضيق الخاص بذلك . ولهذا السبب



شكل (٦٢) : تكوين الثمار البازيدية فى الطبيعة . تتكون ثمار عيش الغراب عند حواف الميسليوم النامى تحت سطح التربة ، وتنضج فى نفس الوقت لأن جميع الظروف البيئية تكون ملائمة للتكاثر . وتعرف مثل هذه الحلقة من ثمار عيش الغراب عادة باسم «حلقة الجان» .

فإنه من المتوقع أن فطرا ما لا يتجرثم أثناء موسم تكاثره وأن الميسليوم سيظل ينمو خضريا حتى تتوفر جميع الظروف الملائمة للتكاثر .

ومثل هذه العوامل البيئية التى تتغير يوميا فى موسمها هى الضوء ، الحرارة ، والرطوبة . والفطريات المعتمدة على الضوء تحتاج عادة إلى كميات بسيطة نسبيا من الضوء لكى تثمر ، ومن المشكوك فيه أن شدة الاضاءة الطبيعية تصبح منخفضة جدا لدرجة تمنع التكاثر فى الطبيعية . ولذلك فإنه قد حدد (Wilkins and Patrick, 1940; Wilkins and Harris, 1946) أن التوزيع الموسمى والبيئى للفطريات يتحدد بواسطة درجة الحرارة والمحتوى الرطوبى للطبقة التحتية أثناء الموسم . وأنه فى فترة معينة يجب أن تتوفر الظروف البيئية الملائمة وتستمر قبل إنتاج الثمرة الجرثومية . ويختلف طول هذه الفترة الزمنية ، وكذلك طور الاسراع من نوع فطرى لآخر ولكنها تتناسب مع حجم الفطر

المتكون . ولهذا فإن الثمرة الجرثومية الكبيرة تحتاج إلى فترة أطول من الظروف الملائمة عنها فى الثمار الصغيرة . وطبقا لذلك ، فإن الظهور السريع للثمار البازيدية فى الخريف قد يكون استجابة جزئية لدرجات الحرارة القصوى المتوفرة أثناء الصيف . والرطوبة هى أهم العوامل المحددة للتكاثر تقريبا ، حيث أن كل الفطريات تتطلب قدرا معينا من الرطوبة ولكن كثيرا من الفطريات لا تختلف فى احتياجاتها الحرارية (Wilins and Harris, 1946) .

الفصـــل الرابـــع

الجــراثـــيم
Spores

تحتل الجراثيم الفطرية موقعا فريداً فى دورة الحياة حيث أنها نقطة النهاية لكل من دورتى التكاثر والنمو كما أن لديها الطاقة الكافة لتنمو وتعطى جيلا جديدا . والجرثومة قليلة التأثر جدا بالتغير غير الملائم فى الظروف البيئية إذا ما قورنت بالثالوس الخضرى ، وهى تمكن الفطر دائما من عبور الظروف غير الملائمة . والأهم من ذلك ، على أى حال ، أن جرثومة الفطر هى وحدة تكاثرية لديها القدرة على الأنتشار لمسافات بعيدة .

والأمور التى تتعلق بالجراثيم هى تكونها بواسطة الثمرة الجرثومية الأم أو الميسليوم ، إنطلاقها أو تحررها من الأم ، إنتشارها إلى مواقع جديدة ، فترة الكمون المحتملة ، وأخيرا الانبات لكى تعطى ثالوسا جديداً .

وتقابل الجراثيم مخاطر عديدة على امتداد هذا الطريق - فمثلا قد لا تعمل ميكانيكيات الانطلاق والانتشار بكفاءة ، قد لا تتوفر الطبقة التحتية الملائمة للانبات والنمو ، وأخيرا قد لا تكون الظروف البيئية ملائمة لأى من الانبات أو

النمو بعده وتعمل قوانين الاحتمالات ضد نجاح أى جرثومة فردية ، وبالتالى فعالية الجراثيم تفقد . ولكى نتحقق من ذلك ، فعلينا أن نأخذ فى الاعتبار أن فطر الكرات النافخة العملاق ، *Calvation gigantea* ، ينتج ٧ × ١٠^١٢ جرثومة بازيدية فى الثمرة البازيدية الواحدة التى تزن ٢٣٢ جراما ؛ فإذا أتيحت الفرصة لكل جرثومة لكى تنبت وتكون ثمرة بازيدية بنفس الحجم ، فإن كتلتها مجتمعة ستكون ٨٠٠ ضعفا لحجم كوكبنا فى عام (Buller, 1924) .

تحرر الجراثيم : Spore Release

بعد أن تنتج الجراثيم بواسطة الوالد ، فإنها يجب أن تتحرر لكى تصل إلى موقع جديد . ويمكن للجراثيم أن تتحرر خلال تداخل العوامل الفيزيائية للبيئة والتى يلعب الفطر فيها دورا سلبيا ، أو أنها تطلق بقوة بواسطة الفطر .

الميكانيكيات السلبية لتحرر الجراثيم

Passive Mechanisms Of Spore release

ينتج عدد كبير جدا من الفطريات ، خاصة الأشكال الكونيدية ، جراثيما جافة تكون معرضة بحرية للهواء المحيط . والجراثيم من هذا الطراز مكيفة بشكل خاص لأن تزال من فوق أبيها بتيارات الهواء التى تنزع منه الجراثيم . وإزالة الجراثيم بتيارات الهواء تكون أكثر كفاءة فى الثمار الجرثومية كأسية الشكل عنها من فوق سطح مسطح لأن تيارات عكسية تنتج داخل الكأس فتحمل الجراثيم لأعلى حيث يمكنها أن تتصل بتيار مرتد آخر فيحملها خارج الكأس (Bordie and Greory, 1953) . ولا ينتج نظام تيار عكسى مماثل فوق الأسطح المنبسطة .

وبتساقط قطرات المطر فإنها تتجزأ إلى قطيرات أصغر بفعل الارتطام ، فإذا ماهبطت على فطر ما ، فإنها ستنزع الجراثيم وتحملها للخارج مع رذاذها . وهذا النوع من تحرر الجراثيم يمكن أن يحدث فى طراز الجراثيم الجافة والتى يحررها الهواء أيضا ، ولكنه فعال بصورة خاصة فى الفطريات التى تنتج جراثيمها فى هلام لزج ، جاعلا التحرر الهوائى غير ممكن .

وتشمل الفطريات التى تحمل الجراثيم فى مادة لزجة فطريات كونيدية وبعض الفطريات الأسكية التى تفتقر إلى الأكياس الأسكية المكشوفة . والفطريات الأسكية ذات هذه الطبيعة تتضمن بعض الأفراد ثنائية الجدار الأسكى والتى يحدث فيها تحرر الجراثيم الأسكية عن طريق تحول الثمرة الأسكية إلى مادة جيلاتينية وكذلك فى بعض أفراد رتبة أوفيوستوماتالات Ophiostomatales (مثل جنس *Chaetomium*) حيث تتحلل الأكياس الأسكية . وفى الطراز الأخير ، تكون الأكياس الأسكية المتحللة هلاما يحوى جراثيما أسكية حرة . ويبرز الهلام للخارج من عنق الجسم الثمرى القارورى ، ويشبه فى ذلك كثيرا خروج معجون من أنبوبة عند الضغط عليها . ويكتمل تحرر هذه الجراثيم برذاذ المطر . وفى بعض الحالات ، يحتمل نزع الثمرة الجرثومية بأكملها بسقوط قطرة مطر والتى تلقيها للخارج . وقد وجد أن الأجسام الثمرية القارورية لجنس *Chaetomium* تنتشر لمسافة ٣٣ سنتيمترا بهذه الطريقة (Dixon, 1961) .

وقد تنزع قطرات المطر الجراثيم أيضا عن طريق تفجير الثمرة الجرثومية . فقطرات المطر الساقطة على التخت الخارجى لفطر بازيدى معدى تضغط عليه ، مؤدية إلى دفع الهواء والجراثيم للخارج من خلال الثقب فى صورة سحابة تعلو إلى ارتفاع يصل إلى ٢ – ٣ سم (Gregory, 1949) .

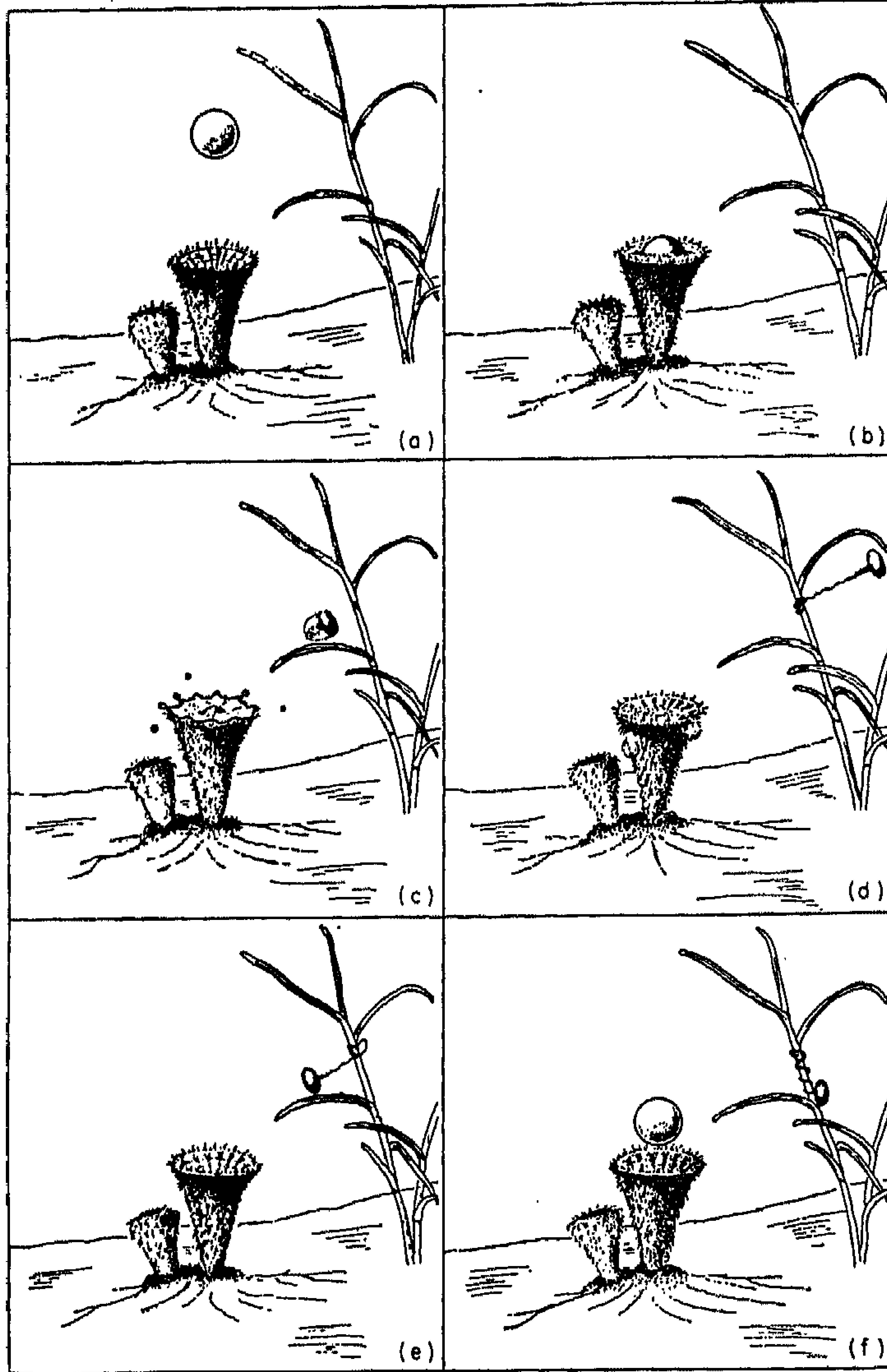
والتراكيب الخاصة المهيئة لاستغلال قوة سقوط المطر هى «كئوس الرذاذ "Splash cups" الموجودة فى رتبة نيديولاريالات Nidulariales ، فطريات عش الطائر (أنظر الفصل الخامس - الجزء الأول) (Brodie, 1951, 1956) .

وسنأخذ الفطر *Cyuthas striatus* كمثال لهذه الميكانيكية . إن قطرات المطر الكبيرة يكون قطرها حوالى ٤ ملليمتر ، وهى أقل قليلا من قطر فتحة الثمرة البازيدية قمعية الشكل للفطر*C.striatus* (٦ - ٨ ملليمتر) . ولقطرات المطر الكبيرة لزوجة طرفية (توتر سطحى) قيمتها ٦ متر/ ثانية ، وسقوط الماء القمع يولد ضغطا على الجوانب ، ينحدر أفقيا بزاوية قدرها ٦٠° - ٧٠° (أثناء استخدام النماذج ، وجد أن هذه الزاوية هى أكثر زوايا الانحدار تأثيرا) . وقوة ضغط الماء المتجه لأعلى ينزع الثميرات ويقذف بها لمسافة تصل إلى ١ متر . وأثناء الطيران ، يتدلى الحبل السرى الخيطى الشكل للخلف من الثميرة حتى تثبت نهايته اللزجة - الماسك - نفسها بأى جسم يعترضها . وتقف الثميرة فجأة أثناء طيرانها وتسحب للخلف ، فيتلف الحبل السرى حول العائق (شكل ٦٣) . وهذا العائق هو عادة أحد أشكال العشب التى يمكن أن يأكلها حيوان ، مما يمكن الفطر من إكمال دورة حياته .

الميكانيكيات الفاعلة لتحرر الجراثيم :

Active Mechanisms Of Spore Release

تشترك جميع الميكانيكيات الفعالة لتحرر الجراثيم فى خاصية قذف الجراثيم فى الهواء بقوة كبيرة . وتتحدد المسافة التى تسافر إليها الجرثومة بحسب لزوجتها ، شكلها ، حجمها ، وكثافتها . والمعادلة المبسطة للمسافة (d) التى تسافرها الجرثومة يمكن التعبير عنها كالتالى : $Kr^2 = d$ ، حيث K هو ثابت ، r ،



شكل (٦٣) : انطلاق ثميرة من الجسم الثمرى البازيدى للفطر *Cyathus striatus* : (a) ، (b) سقوط قطرة مطر في كأس ؛ (c) الثميرة وقد انطلقت للخارج والماسك معها ؛ (d) الماسك يلتصق بنبات فى حين انطلقت الثميرة للأمام بقوة دفعها فيمتد الحبل السرى ويسحبها ؛ (e) الثميرة ترتد للخلف عند ما يمتد الحبل السرى لأقصاه ؛ (f) يؤدى الارتداد إلى دوران الثميرة حول نقطة اتصالها ويلتف الحبل حول ساق النبات فى حين تسقط قطرة مطر أخرى على الكأس .

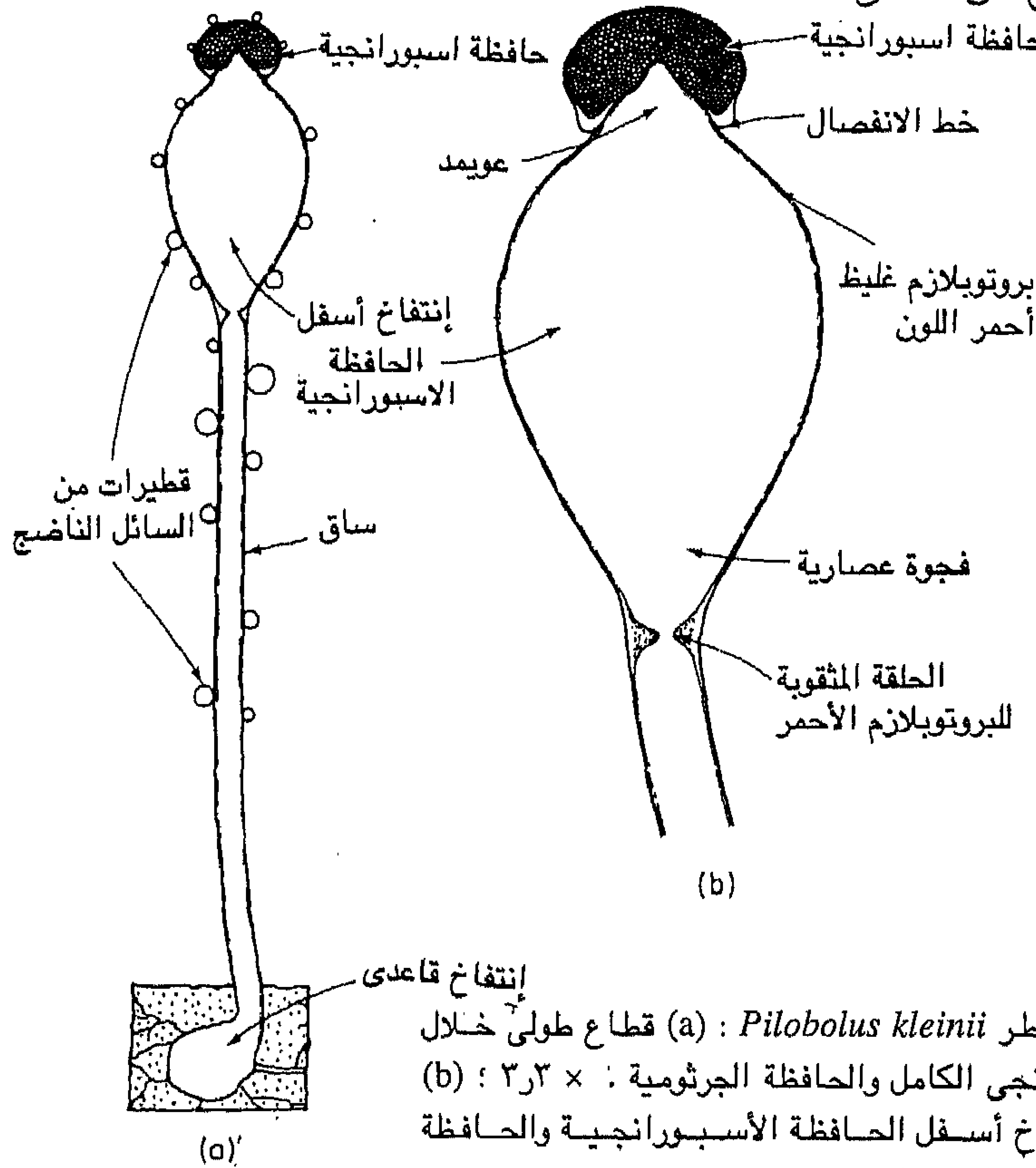
هى نصف قطر الجرثومة . أى كلما زاد نصف قطر الجرثومة ، كلما زادت المسافة التى تصل إليها كنتيجة لقوة الدفع . وبذلك نجد أن الجراثيم الأصغر تلقى فقط لمسافات قصيرة ، فى حين تلقى الجراثيم الأكبر لمسافات أكبر نسبيا (Ingold, 1965, 1966, 1971) .

ميكانيكية الانفجار : Explosive Mechanisms

من الوسائل الشائعة لانطلاق الجراثيم بقوة أنه فى مثل التراكيب التى تحتوى على فجوة عصارية كبيرة تصبح منتفخة عن طريق زيادة التركيز الاسموزى ثم تنفجر فجأة ، حاملة الجراثيم فى سحابة من الماء . وتحدث هذه الميكانيكية فى جنس *Pilobouls* (من الميوكورالات) ، *Basidiobolus ranarum* ، *Entomophathora muscae* (من الانتوموفثورالات) ، وفى غالبية الفطريات الأسكية .

جنس *Pilobolus* : أنواع هذا الجنس تطلق بقوة الحافظة الجرثومة كاملة ، وهذا يفسر اسمها الذى يعنى لغويا " قاذف القبعة "hat-thrower" (باليونانية) . وتحدث هذه الفطريات بغزارة على روث الخيول . فإذا وضع روث حديث فى غرفة رطوبة بحيث تكون معرضة للضوء ، فإن حوافظ جرثومية عديدة من *Pilobolus* سوف تظهر عادة خلال أيام قليلة . وتظهر محاصيل متتابعة من الحوافظ الجرثومة كل صباح ويكتمل إنطلاقها مبكرا بعد الظهر . ويحمل جنس *Piloblus* حافظة جرثومة واحدة على كل حامل اسورانجى . والحافظة الاسبورانجية لها جدار سميك أسود ، وهى عدسية الشكل ، وتحتوى على ١٥٠٠٠ إلى ٣٠٠٠٠ جرثومة ، والحامل الاسبورانجى هو خلية فردية تتكون من

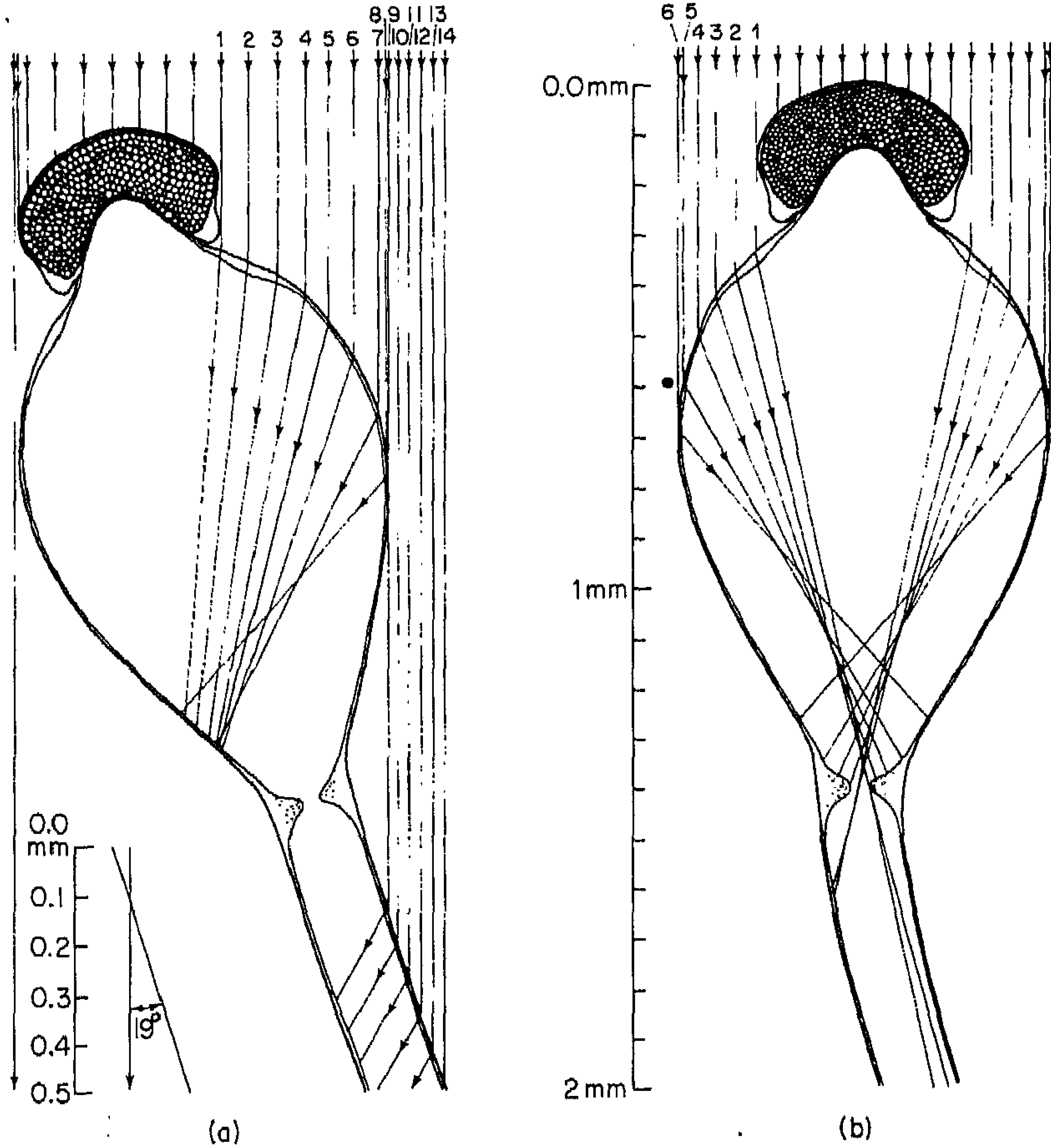
ثلاثة أجزاء : (١) انتفاخ قاعدى يثبته جيدا فى الطبقة التحتية ، (٢) جزء ساقى مستطيل ؛ (٣) إنتفاخ أسفل الحافظة الاسبورانجية (شكل ٦٤) . والانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومة كمثرى الشكل وأكبر بكثير ومن الحافظة ، التى تستقر على عويمد مخروطى الشكل . ويحتوى الأنتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية على فجوة عصارية فردية تملأه كلية باستثناء طبقة رقيقة من البروتوبلازم تلاصق الجدار . ويتميز هذا البروتوبلازم فى جانبين حيث يكون أغلظ ومحمر اللون ، بسبب وجود الكاروتين . ويوجد أحد مثل هذين الجانبين بالقرب من قمة الانتفاخ ، والثانية عند القاعدة حيث يشكل البروتوبلازم المحمر حلقة مثقوبة تفصل الانتفاخ عن الساق .



شكل (٦٤) : الفطر *Pilobolus kleinii* : (a) قطاع طولى خلال الحامل الاسبورانجى الكامل والحافظة الجرثومية : × ٣ر٣ ؛ (b) تفصل الانتفاخ أسفل الحافظة الأسبورانجية والحافظة الاسبورانجية . × ١٠ تقريبا .

والحامل الاسبورانجى ينتحى للضوء ، فيميل الساق تجاه مصدر الضوء حتى تصبح الحافظة الجرثومة مواجهة للضوء مباشرة . ويتم التحكم فى هذا الانتحاء بواسطة الانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية . والحافظة الجرثومية السوداء تمنع أى أشعة ضوئية من أن تخترقها ، ولكن الانتفاخ البارز أسفل الحافظة الجرثومية يكون معرضا للضوء الذى يخترق البروتوبلازم السميك المحمر قرب قمة الانتفاخ . وهذه الكتلة البروتوبلازمية تعمل تماما كعدسة محدبة الوجهين فتنكسر أشعة الضوء التى تتجمع فى بقعة على الجانب الآخر من الانتفاخ . فإذا كانت الحافظة الجرثومية مواجهة تماما لمصدر الضوء (وهذا يعنى أن أشعة الضوء تكون موازية للمحور الطولى للانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية) ، فإن الضوء المنكسر سيخترق الحلقة البروتوبلازمية المحمرة الحساسة للضوء الموجودة عند قاعدة الانتفاخ بطريقة متزنة . وإذا كانت الأشعة تخترق فى صورة متزنة ، فلن يحدث تغير . أما إذا كانت الحافظة الجرثومة لا تواجه مصدر الضوء تماما ، فإن الضوء المنكسر سيخترق الجدار أسفل الحافظة الجرثومية (وليست الحلقة) وسيكون غير متزن للانتفاخ ككل (شكل ٦٥) . وتظهر عندئذ استجابة على البروتوبلازم الذى يتجه إلى الحلقة المحركة فى الساق (أسفل الحلقة الحساسة للضوء) ، مسببا نمو جدار الساق فى الجانب البعيد عن الضوء بصورة أسرع منها فى الجانب المواجه للضوء . ويستمر نمو الجدار حتى يصبح الحامل الاسبورانجى فى وضع مواز لأشعة الضوء ، والذى يستقر عندما يخترق الضوء المنكسر الحلقة الحساسة للضوء .

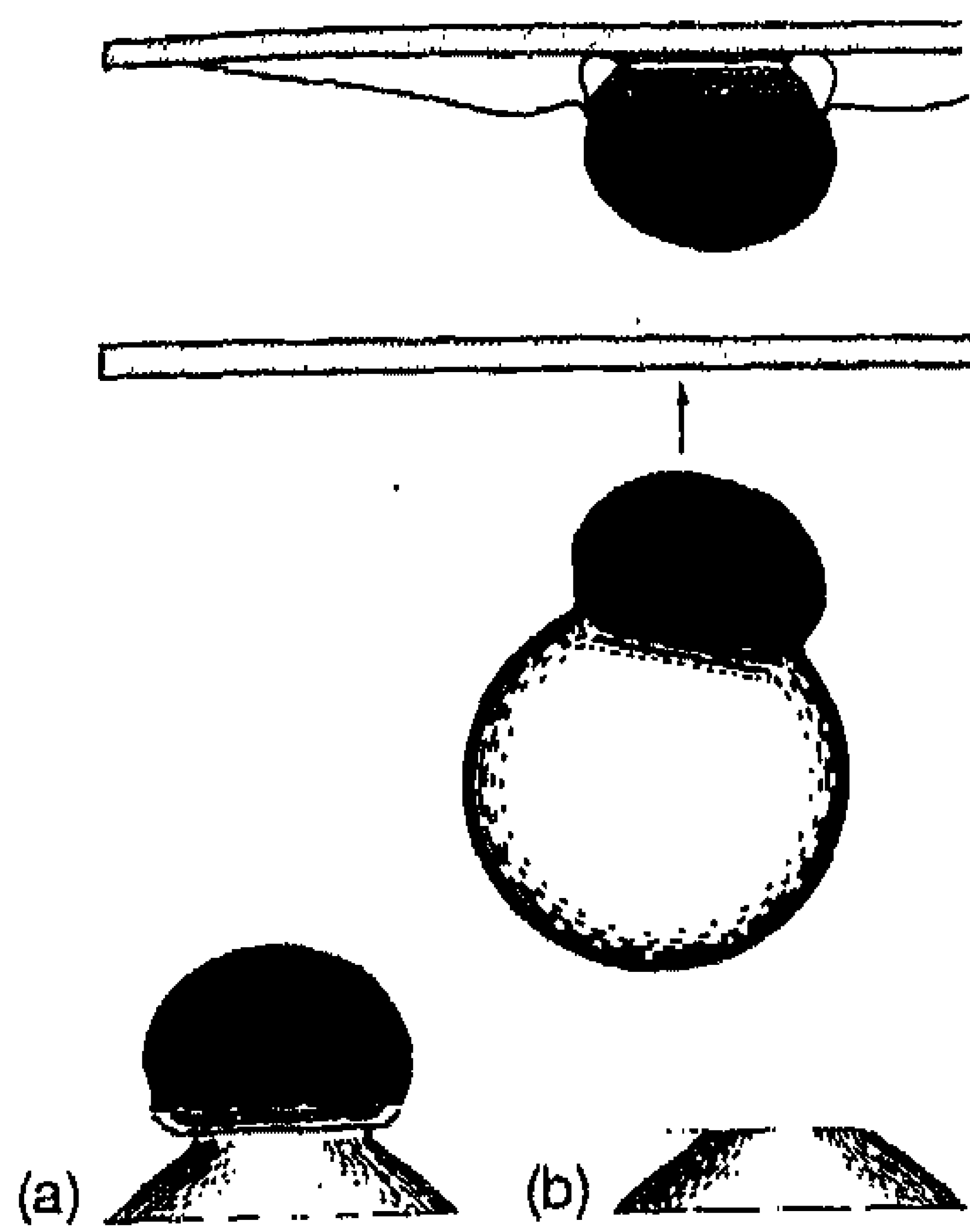
وفى نفس الأثناء ؛ تحدث تغيرات معينة كمقدمة لانطلاق الحافظة الجرثومة . فيكون الجدار السفلى للحافظة الجرثومية عديم اللون وينفصل عن الانتفاخ أسفل



شكل (٦٥) : الفطر *Pilobolus kleinii* : (a) المحور الرئيسى على زاوية ١٩° من مصدر الاضاءة الأقوى . وهذا وضع غير ثابت فسيولوجيا ؛ (b) المحور الرئيسى للانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية والحافظة الجرثومية ذاتها أعيد توجيهه الآن تجاه مصدر الضوء الأقوى ، وهو وضع مستقر فسيولوجيا .

الحافظة الجرثومية . وتظهر بذلك حلقة مخاطية تحيط قاعدة الحافظة الجرثومية . وتنتفخ المثانة أسفل الحافظة الجرثومية بدرجة كبيرة جدا (حوالى ٥٥ ضغط جوى) وفى النهاية تتمزق منطقة فاصلة (تحيط العويمد) . وفجأة يزداد الضغط داخل الانتفاخ أسفل الحافظة الجرثومية ، وتنفجر الفجوة

العصـارية بقوة ، حاملة الحافظة الجرثومية معها لأعلى . وتكون سرعة الانطلاق حوالى ١٤ متر/ثانية ، والمسافة الأفقية التى تنتقل إليها تكون كبيرة إذ تبلغ ٢ متر (Buller, 1934) . وتبتل الحلقة المخاطية بالسائل مسببة إلتصاق الحافظة الجرثومية بأى جسم يعترضها عند هبوطها (شكل ٦٦) . وهذا الجسم يحتمل أن يكون نصل عشب الذى سيؤكل بواسطة حصان .



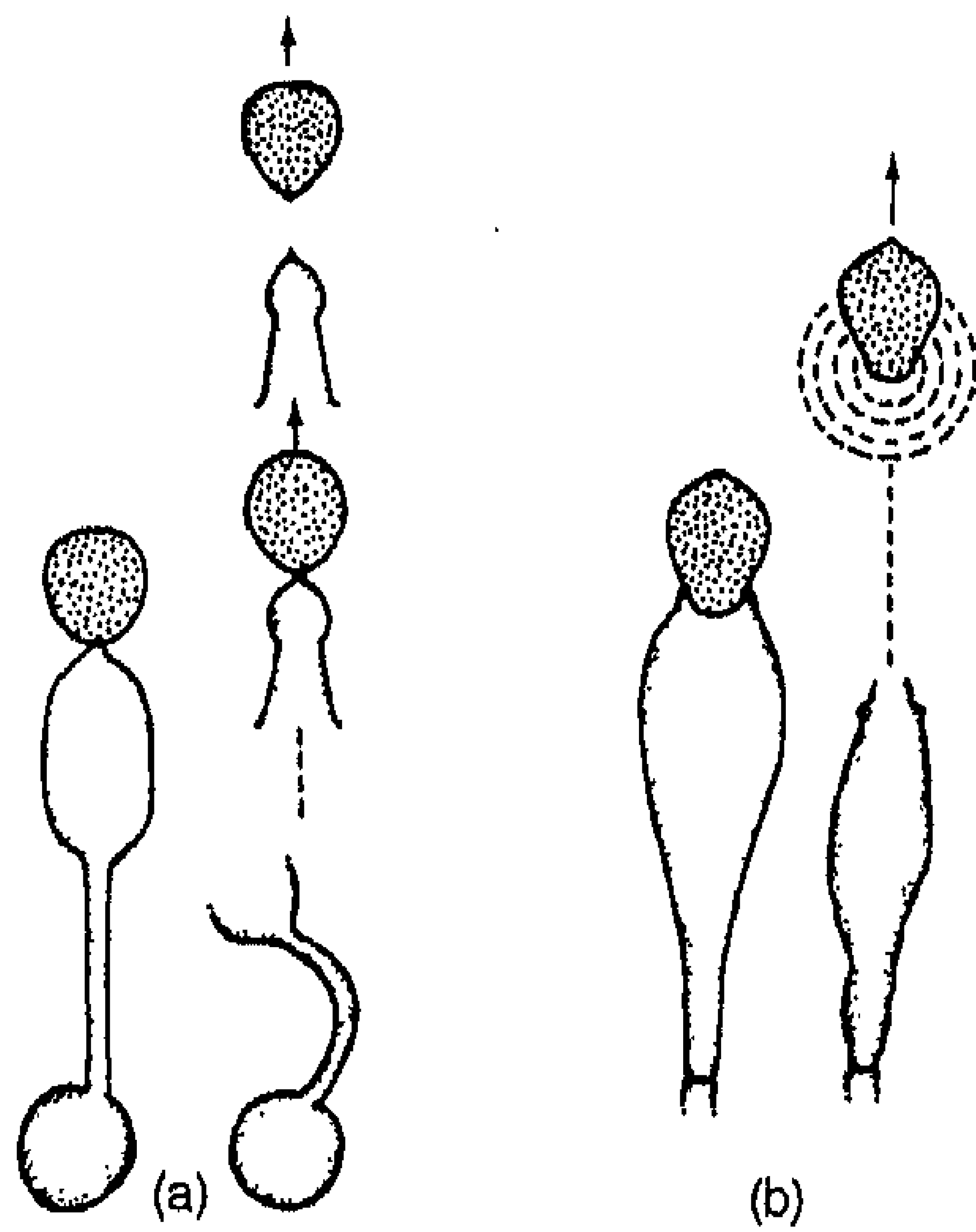
شكل (٦٦) : الفطر *Pilobolus kleinii* : (a) حافظة جرثومية بعد وقت قصير من انفصالها عن جدار الحافظة الجرثومية السفلى . تحاط قاعدة الحافظة الجرثومية بشريط جيلاتينى والتى يمكن تمييز الجراثيم الاسبورانجية من خلاله ؛ (b) طيران وهبوط الحافظة بالجرثومة بعد انطلاقها . يبقى جزء من جدار تحت الحافظة الجرثومية متصلا بالحافظة الجرثومية ، وتكون مصاحبة بنقطة سائل كبيرة . هذا السائل يمكن الحافظة الجرثومية من الالتصاق بأى سطح عند هبوطها .

واستجابة الانتحاء الضوئى والانطلاق القوى للحافظة الجرثومية هما تكيفان للبيئة التى يعيش فيها جنس *Pilobolus* . فأنواعه تتجرثم على روث الخيل ، الذى يتحلل فى أماكن غير منتظمة ومتداخلة . ومن الضرورى أن تصل الحوافظ الاسبورانجية إلى فضاء مفتوح ونصل الأعشاب لكى تستهلك مرة أخرى بواسطة حصان ؛ وسوف تفقد الحوافظ الجرثومية إذا انطلقت فوق الروث . لذلك فأنواع *Pilobous* كيفت جيدا لهذه العوائق لأن حواملها الاسبورانجية تتجه نحو

الفضاء المفتوح (محددة باتجاه الضوء) ، وأن حوافظها الجرثومية تنطلق بقوة فى هذا الاتجاه . وبندقية *Pilobolus* (تسمى أيضا بندقية الروث) حادة التصويب ، حيث يمكن تقدير ذلك بوضع روث يحمل حوافظ اسبورانجية داخل صندوق معتم يبطن بورق أبيض وذو ثقب صغير مضىء عند قمة الصندوق .

الفطرين *Basidiobolus Ranarum* and *Entomophthora muscea* :

يوجد الفطر *Basidioblus ranarum* على براز الضفادع ، ويتطفل الفطر *Entomophthora muscae* على الذباب ، وهما يعتمدان على التمزق الفجائى للحامل الاسبورانجى لاطلاق الحافظة الجرثومية الفردية (شكل ٦٧) .



شكل (٦٧) : إنطلاق الحافظة الجرثومية بواسطة الفطرين *Basidiobolus ranarum* (a) ، الفطر *Entomophthora muscae* (b) .

ويكون الفطر *B. ranarum* حوامل اسبورانجية دقيقة سواء من الميسليوم أو من الحافظة الجرثومية المنطلقة . ويتضخم الحامل الاسبورانجى عند قمتة ليعطى انتفاخا بصلى الشكل تحت الحافظة الجرثومية والذى يحمل الحافظة

الجرثومية على عويمد . وتوجد منطقة ضعيفة مستديرة قرب قاعدة بصلة تحت الحافظة الجرثومية ، والتى تتمزق فجأة عندما يزداد الانتفاخ . وجدار الحافظة الجرثومية فوق خط الانفصال يكون مرنا ، فى حين يكون الجدار أسفل الخط صلبا . وعندما يحدث الانفصال ، ينكمش الجزء العلوى المرن ويقذف سائل الفجوة العصارية للخلف . وعندئذ ينطلق الجزء العلوى من بصلة تحت الحافظة الجرثومية ومعه الحافظة الجرثومية نفسها ، وتصل مسافة انطلاقها إلى ١ – ٢ سم (Ingold, 1934) .

وتتولد الحافظة الجرثومية للفطر *Entomophthora muscae* أيضا على حامل اسبورانجى منتفخ ، ولكن هذا الحامل – بعكس ما يحدث فى الفطر *B. ranarum* – يتمزق أسفل الحافظة الجرثومية مباشرة . ويدفع ضغط العصير الناتج عن ذلك الحافظة الجرثومية لمسافة ١ – ٥ر١ سم (Ingold, 1953) .

الفطريات الأسكية Ascomycotina : من الصفات العامة تقريبا للكيس الأسكى أنه يقذف جراثيمه الأسكية بقوة . ويبطن الكيس الأسكى بطبقة سيتوبلازم رقيقة تحيط بفجوة عصارية كبيرة . وتوجد الجراثيم الأسكية فى هيئة معلق فى الفجوة العصارية ، حيث تتعلق احداها بالاخرى بواسطة إلتصاقها الذاتى وتدعم قميا بشريط مخاطى . بعد ذلك يتكون ضغط كبير فى الكيس الأسكى . ويعزى تكوين هذا الضغط عادة إلى كمية الجليكوجين الكبيرة (يتحدد بالصبغة البنية – الكستنائية مع اليود) الموجودة فى الفجوة لعصارية وتحولها التدريجى إلى سكريات ذائبة . وهذه السكريات الذائبة – بالمقارنة بأية أملاح أخرى موجودة – ترفع التركيز الاسموزى لمحتويات الكيس الأسكى . ولقد قدر التركيز الاسموزى للسائل داخل الكيس الأسكى للفطر *Sordaria fimicola*

بحوالى ١٠ – ٣٠ ضغط جوى (Ingold, 1971) . وفى بعض الانواع ، يبدأ تولد الضغط داخل الكيس الأسكى بالامتصاص المباشر لماء المطر (Zoberi, 1973) ، أو بانتفاخ المخاط (Inglod, 1971) . وبتغاضى ميكانيكية بناء هذا الضغط ، فإن الضغط الناتج يسبب فتح طرف الكيس الأسكى خلال فتحه سابقة التحديد أو خلال شق وتدفع الجراثيم الأسكية بقوة للخارج . وتنتفخ الأكياس الأسكية الموجودة داخل الثمرة الأسكية – فردية وفى تتابع أوفى نفس الوقت . وقد تكون المسافة التى تنطلق إليها الجرثومة الأسكية أقل من ملليمتر واحد أو تصل إلى ٤٠ سنتيمتر ولكنها تكون عادة ٥ر٠ إلى ٢ سنتيمتر (Ingold, 1971) .

والتركيب الظاهرى للثمرة الأسكية التى تحمل أكياسا أسكية إنفجارية يحتمل أن تضفى صفاتا خاصة على سلوك الكيس الأسكى قبل انطلاق الجراثيم الأسكية ، ويمكن أن نميز ثلاثة طرز أساسية من هذه الحالات : تلك المتكونة فى جسم ثمرى مغلق ذو الجدار غير المتلاشى ، فى ثمرة أسكية ذات فتحة ، وفى الجسم الثمرى القرصى . وسنتحدث عن هذه الطرق بتفصيل أكثر .

الأجسام الثمرية المغلقة ذات الجدار غير المتلاشى :

Cleistothecia with Nondisintegrated Wall

توجد الأجسام الثمرية المغلقة ذات الجدار غير المتلاشى فى رتبة إريسيفالات . وفى هذه الفطريات ، يتضخم الكيس الأسكى ويحدث ضغطا داخل جدار الثمرة الأسكية . يفتح هذا الجدار المضغوط بقوة وفرقعة ، طاردا الكيس الأسكى بأكمله إلى مسافة تصل عدة سنتيمترات . ثم يطرد الكيس الأسكى بعد ذلك جراثيمه الأسكية بقوة أيضا (Woodward, 1927) .

الثمار الأسكية ذات الفتحة Ostiolate ascocarps : توجد الثمار الأسكية المغلقة ذات الفتحة الصغيرة فقط فى الفطريات الأسكية المسكنية والقارورية . وهى يمكنها أن تحرر جراثيمها الأسكية فقط إذا استطاعت الأكياس الأسكية أن تبرز خلال الفتحة . وفى بعض الأنواع يوجد عنق موجب الانتحاء الضوئى ، فيميل تجاه الضوء (Ingold, 1971) . والفتحة ضيقة جدا لدرجة أن كيس أسكى واحد فقط يستطيع أن يطلق جراثيمه الأسكية فى وقت ما .

وفى بعض الفطريات الأسكية ذات الفتحة ، تظل الأكياس الأسكية متصلة عند قواعدها وتصل للفتحة بأن تستطيل . وإذا كان الكيس الأسكى وحيد الجدار ، فإن الكيس الأسكى يستطيل بكامله ، فى حين إذا كان الكيس الأسكى ثنائى الجدار ، فإن الجدار الداخلى للكيس الأسكى وحده هو الذى يستطيل . وتستطيل الأكياس الأسكية بنموها الذاتى وبضغط الأكياس الأسكية المحيطة . فيستطيل كل كيس أسكى ، يصل إلى الفتحة ، ثم يطلق جراثيمه الأسكية . وينكمش الكيس الأسكى بعد ذلك للخلف داخل الثمرة الأسكية ثم يتحطم (Ingold, 1971) .

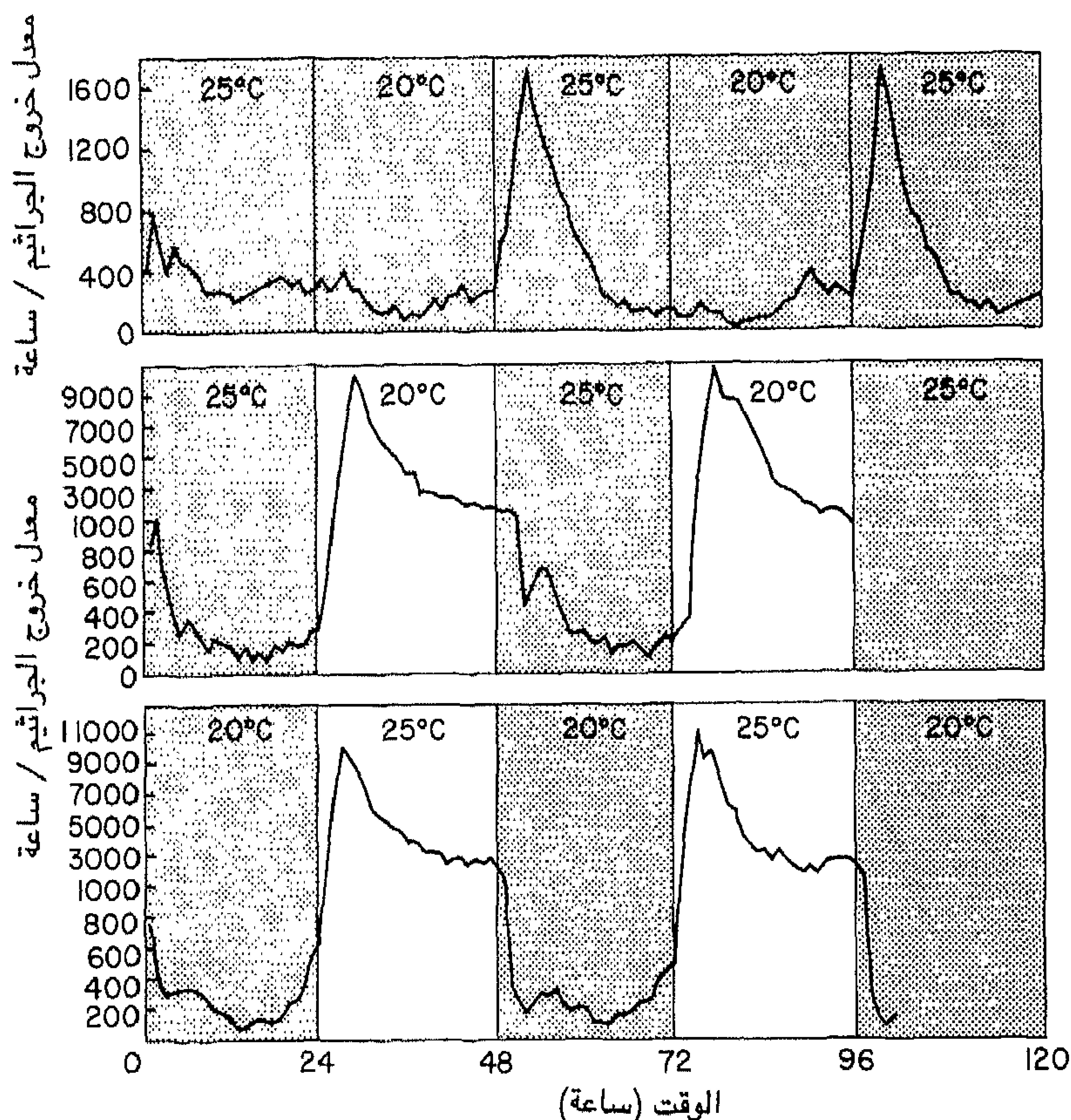
وعلى العكس مما سبق ، فإن بعض الأكياس الأسكية تنفصل عن القاعدة ، وتطفو لأعلى إلى الفتحة فى شكل هلامى ، ثم تبرز واحدة بعد الأخرى بين شفتى الفتحة ، وعندئذ تطلق جراثيمها الأسكية بقوة . والفطريات الأسكية القارورية ذات الأكياس الأسكية المنفصلة هذه توجد فى بعض أفراد سفيريالات ذات العنق الطويل جدا فى الثمرة الأسكية القارورية . وفى هذه الفطريات ، لا يستطيع الكيس الأسكى المستطيل أن يصل إلى فتحة الخروج بأى حال (Ingold, 1933) .

وقد درست الظواهر الفسيولوجية لانطلاق الجراثيم الأسكية في الثمار الأسكية ذات الفتحة والتى تستطيل فيها الأكياس الأسكية ، وقد لوحظت بعض الاستجابات الهامة للضوء والتى تحدث فى فترات معينة . فانطلاق الجراثيم الأسكية بواسطة الفطر *Sordaria fimicola* يحدث أساسا أثناء الضوء إذا زرع الفطر فى دورات متعاقبة من الاضاء والإظلام (Ingold and Dring, 1957) . وعنق الثمرة الأسكية القارورية للفطر *S. fimicola* موجبة الانتحاء الضوئى ، وكل من انطلاق الجراثيم الأسكية والانتحاء الضوئى يستجيبان للضوء ذو الطول الموجى فى النطاق الأزرق (أقل من ٥٢٠ نانوميتر) . وبالمقارنة ، فإن اطلاق الجراثيم الأسكية بواسطة الفطرين *Daldinia concentrica* ، *Hypoxylon fuscum* يثبطه الضوء ؛ ولهذا السبب يكون انطلاق الجراثيم أكثر فى الظلام (Ingold and Marchall, 1963; Ingold, 1956) ، على التوالى . ويوجد إيقاع داخلى قوى فى الفطر *Daldinia concentrica* ، حيث يستمر فى اطلاق جراثيمه الأسكية أثناء الليل حتى إذا ظلت الأجسام الثمرية القارورية فى ظلام دائم (Ingold and Cox, 1955) .

وبالعودة إلى الفطر *Sordaria fimicola* ، فقد وجد أن الضوء ودرجة الحرارة يمكن أن يعملا سويا للتحكم فى معدل إطلاق الجراثيم الأسكية . ففى بعض التجارب ، وضعت مزارع بها ثمار أسكية قارورية مدة ٢٤ ساعة فى دورات ثلاث متبادلة من درجات حرارة منخفضة ومرتفعة (٨° ، ٢٠° م أو ٢٠° ، ٢٥°م أو ١٥° ، ٢٥°م) فى الظلام . وفى التجارب الثلاث لوحظ أن درجات الحرارة الأعلى تستميل انطلاق الجراثيم الأسكية أثناء الثمان إلى العشر ساعات الأولى من فترة درجة الحرارة (٢٤ ساعة) ، ولكن معدل انطلاق الجراثيم بدأ يقل بعد ذلك ، حتى

أصبح متعادلا أو قريبا لما يحدث عند درجة الحرارة المنخفضة . وعند رفع درجة الحرارة مرة أخرى ، إرتفع معدل انطلاق الجراثيم الأسكية ثانية (شكل ٦٨) . هذه الدورة المعتمدة على درجة الحرارة يمكن أن تكرر عدة مرات فى الظلام . ومع ذلك ، فإذا أدخلنا تبادل فترات إضاءة وإظلام للتجربة ، فإن الفطر سيستجيب لدورات الضوء وليس لدرجات الحرارة فى تلك الدورات المستخدمة ١٥° ، ٢٥°م أو ٢٠° ، ٢٥°م . ولكن الضوء لم يتمكن من استمالة انطلاق الجراثيم فى المزارع التى ظلت عند درجة ٨°م . ويقترح Ingold (1971) أن الضوء هو العامل المحدد عند درجات الحرارة العليا ، بينما درجة الحرارة نفسها هى المحددة تحت الظروف الباردة . وفى الطبيعة ، تتوفر كلا درجات الحرارة العالية والاضاءة القصوى أثناء النهار ، مما يؤدى إلى أقصى إنطلاق للجراثيم الأسكية بواسطة الفطر *S. fimicola* .

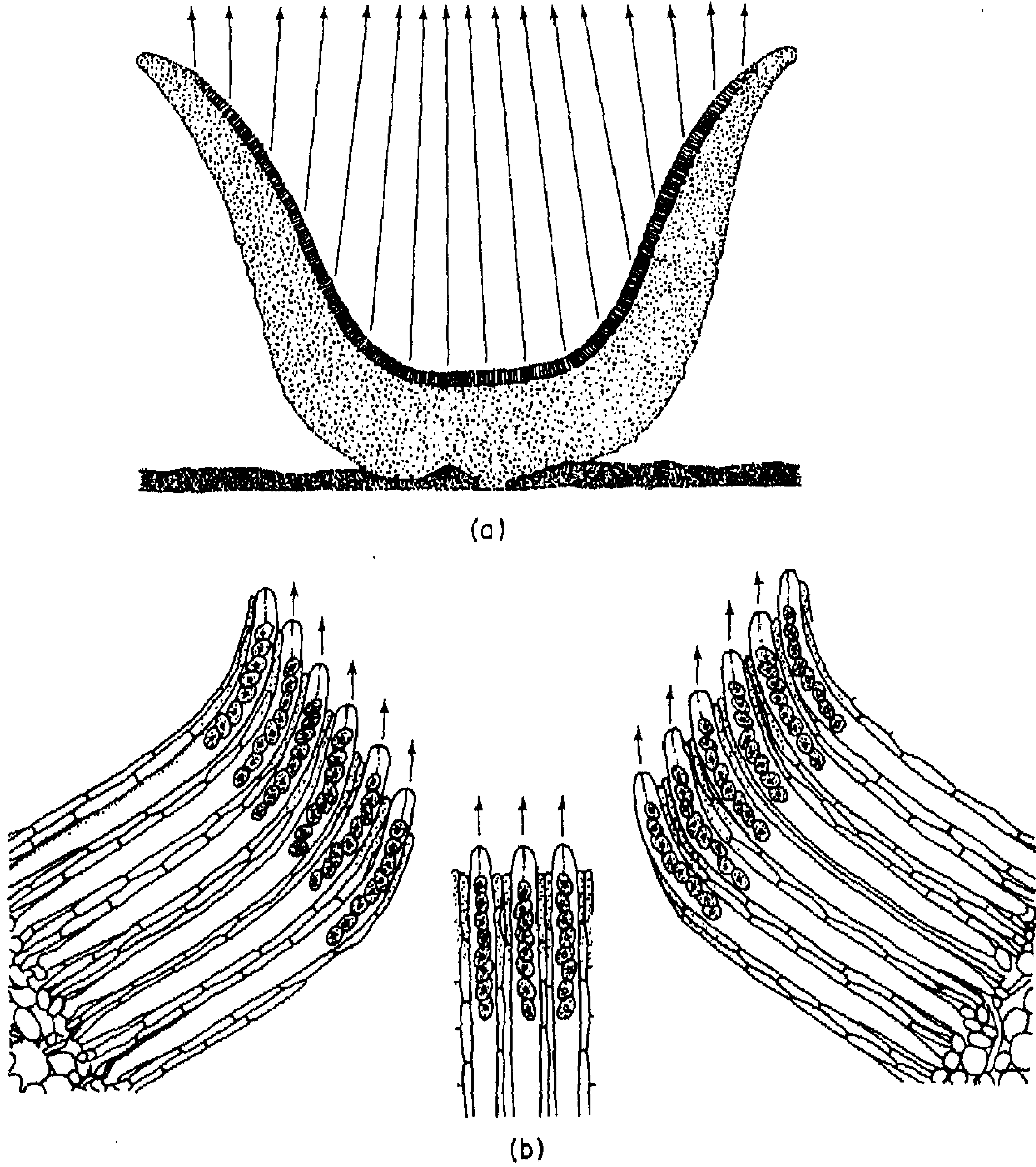
الأجسام الثمرية القرصية Apothecia : إن انطلاق الجراثيم الأسكية من الأجسام الثمرية القرصية يتم بسهولة جدا عنه فى الأجسام الثمرية القارورية لأن جميع الأكياس الأسكية فيه تكون معرضة للخارج . وإذا كان الجسم الثمرى القرصى ذو طبقة خصيبة مسطحة أو مقعرة ، فإن ذلك لن يحول دون انطلاق الجراثيم الأسكية . وعلى أى حال ، فإنه توجد بعض المشاكل المحتملة فى الأجسام الثمرية الكأسية العميقة . ففى مثل هذا الجسم الثمرى القرصى ، تبطن الأكياس الأسكية السطح الداخلى للكأس وبذلك فإن الأكياس الأسكية الموجودة فى الجوانب ستوجه جراثيمها الأسكية تجاه الطبقة الخصيبة المقابلة إذا كان خط الاطلاق مستقيما ، كما نتوقع فى الوضع الطبيعى . ولكن توجد تهيئة خاصة لمثل هذه المشكلة وهى الانتحاء الضوئى الموجب ، الذى يؤدى إلى أن تميل الأكياس



شكل (٦٨) : الفطر *Sordaria fimicola* . المنحنى العلوى : معدل انطلاق الجراثيم من مزرعة نميت فى الظلام عند ٢٠ ْم ثم وضعت لأيام متبادلة عند ٢٥ ْم ، ٢٠ ْم فى الظلام . المنحنيين السفليين : تجربتين فى وقت واحد على مزارع عرضت قليلا للضوء عند ٢٠ ْم ثم عوملت بتبادل يوم لدرجتى الحرارة ٢٠ ْم ، ٢٥ ْم مع تبادل الظلام والضوء (١٠٠٠ «وحدة ضوء نهار» بالفلوروسنت) : فى أحدهما توفرت درجة حرارة عالية نسبيا مع الظلام ، وفى الأخرى درجة حرارة عالية نسبيا مع الضوء . لاحظ فى المنحنيين السفليين تغير معدل اطلاق الجراثيم الذى يصل لأكثر من ١٠٠٠ جرثومة فى الساعة .

الأسكية - كل بمفرده - تجاه مصدر الضوء الأقوى . وبالتالى فإن الأكياس الأسكية ذات الانتحاء الضوئى الموجب فى الأجسام الثمرية القرصية ذات الشكل الكأسى العميق تنحنى تجاه الضوء ، وينتج عن ذلك درجات إنتحناء مختلفة فى

الأجزاء المختلفة من الجسم الثمرى (شكل ٦٩) . وهذه توجه الأكياس الأسكية بطريقة تجعل كل كيس يوجه قمته ناحية فراغ مفتوح ، فينتج عن ذلك أن تنطلق الجراثيم الأسكية فى الفضاء الخارجى .



شكل (٦٩) : الانتحاء الضوئى للأكياس الأسكية فى الفطر الأسكى القرصى *Peziza vesiculosa* : (a) اتجاه انطلاق الجراثيم من الجسم الثمرى القرصى . × ٧ر١ ؛ (b) إنحناءات الأكياس الأسكية المنتحية للضوء من ثلاثة قطاعات بالجسم الثمرى القرصى . × ٧١ .

وحيث أن الطبقة الخصيبة بأكملها تكون مكشوفة فى الفطريات الأسكية القرصية ، فلا يوجد أى تحديد على عدد الأكياس الأسكية التى يمكنها إطلاق جراثيمها فى وقت واحد (بعكس الطرز السابقة) . وانطلاق الجراثيم الأسكية فى وقت واحد هو أمر شائع الحدوث فى الفطريات الأسكية القرصية ويحدث بصفة خاصة إذا حدث تغير فى الرطوبة أو درجة الحرارة أو إذا لمس جسم ما الجسم الثمرى القرصى . وفى جنس *Ascobolus* ، يمكن أن يستحدث هذا الانطلاق بنقل الجسم الثمرى القرصى من الظلام إلى ضوء ذو شدة عالية فى النطاق الأزرق (٤٠٠ – ٤٦٠ نانوميتر) ؛ ومع ذلك ، فإذا حدث امداد بضوء أحمر (أكثر من ٦٠٠ نانوميتر) فى نفس الوقت مع الضوء الأزرق ، فلن يحدث انطلاق للجراثيم (Ingold and Oso, 1968) . والانطلاق فى وقت واحد يمكن أن يرى كنفخة مفاجئة لسحابة جراثيم (شكل ٧٠) كما يحدث صوت هسيس يمكن أن يسمع إذا ما وضع الجسم الثمرى القرصى قريبا من الأذن . ويولد نفخ الجراثيم المفاجئ تيارا هوائيا خفيفا فوق الجسم الثمرى القرصى مما يزيد من التيار الهوائى الطبيعى ويؤدى إلى إنتشار الجراثيم الأسكية . وفى الفطر *Ascobolus viridulus* ، تكون المسافة الزائدة التى تنطلق اليها الجراثيم أثناء النفخ خمسة أضعاف المسافة التى تصلها الجراثيم دون نفخ (Ingold and Oso, 1968) .

ويلائم المطر انطلاق الجراثيم الأسكية فى الفطر الأسكى القرصى *Cookeina sulcipes* . وتكون الأجسام الثمرية القرصية متجهة للضوء بسبب الانتحاء الضوئى الموجب لأكياسها الأسكية . ثم يلتقط الجسم الثمرى القرصى كأسى الشكل قطرات المطر الساقطة ويحتفظ بالماء حتى يمتلئ الكأس . تمتص الأكياس الأسكية الماء ، فتصبح منتفخة ويتولد ضغط مائى استاتيكى . وعند تبخر الماء من



شكل (٧٠) : إطلاق الجراثيم الأسكية بواسطة الأجسام الثمرية القرصية للفطر *Ciboria aestivalis* . استحدث انطلاق سحابة الجراثيم الأسكية عن طريق تغير مفاجئ في الظروف الجوية المحيطة .

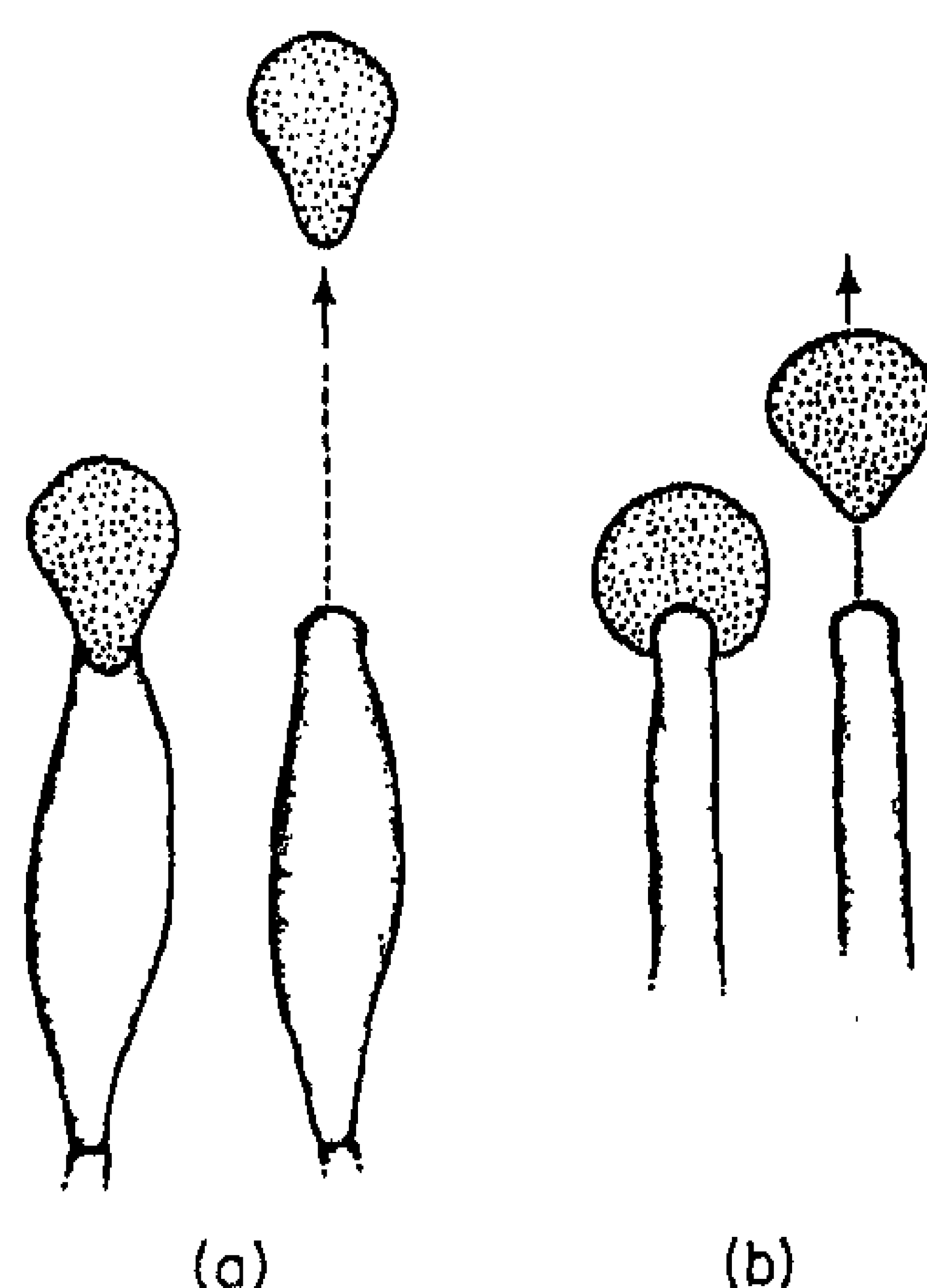
الكأس ، تصبح قمم الأكياس الأسكية فوق سطح الماء جافة ، منتجة ضغطا بخريا سالبا يؤدى إلي بروز قمة الكيس الأسكى أكثر . تجف قمم الأكياس الأسكية فى تتابع كلما انخفض مستوى الماء ، وفى النهاية تحدث نفخة قوية عند ما يتبخر كل الماء (Zoberi, 1973) .

ميكانيكية التكور : Rounding-Off Mechanism

إن الشكل الطبيعى للخلية المنتفخة سيكون كرويا إذا كانت غير ملامسة لأى جسم . ومثال ذلك يمكن أن يوجد فى فقاعات الصابون ، والتى تكون كروية عندما تسبح بمفردها فى الهواء ولكنها تأخذ شكل عديدات الأوجه عندما تضغط عليها الفقاعات المجاورة . والاستدارة المفاجئة للخلية المنضغطة السابقة لاطلاق الجراثيم تحدث فى بعض الفطريات .

وفطر من هذا الطراز هو (*Conidiobolus = Entomophthora coronata* = *villosus*) ، أحد أفراد الإنتوموفثورالات وهو طفيل على المن والحلم . تتولد حافظة جرثومية واحدة على كل حامل اسبورانجى . ولكل منهما جدار مزدوج ، ويكون الجدار الخارجى للحافظة الجرثومية استمرارى الاتصال بذلك الخاص بالحامل الاسبورانجى . وإضافة إلى ذلك ، تنفصل الحافظة الجرثومية عن الحامل الاسبورانجى بجدار مزدوج : طبقة تخص الحافظة الجرثومية وطبقة تخص الحامل الاسبورانجى . يتمزق الجدار الخارجى الذى يصل الحامل الاسبورانجى بالحافظة الجرثومية ، وعندئذ يحدث تكور مفاجئ للجزء المضغوط من الحافظة الجرثومية (شكل ٧١) . فتقذف الحافظة الجرثومية فجأة عندما ينفرج الضغط عنها وتطلق إلى مسافة تصل إلى ٥ر٠ إلى ٤ سنتيمترات . ويلائم انطلاق الجراثيم الرطوبة النسبية العالية ، ونقل الفطر من رطوبة جوية عالية إلى أخرى منخفضة سيقلل كثيرا من انطلاق الجراثيم (Ingold, 1971) .

ويحدث طراز مماثل لميكانيكية الانطلاق فى فطريات البياض الزغبى عندما تتكور فجأة كل من أطراف الحوامل الاسبورانجية والحافظة الاسبورانجية ، كما لوحظ أيضا فى تحرر الجراثيم الأسيدية فى الأصداء . والجراثيم الأسيدية تكون



شكل (٧١) : إنطلاق الحافظة الجرثومية بواسطة ميكانيكية التكور فى الفطر *Entomaphthora* (a) *grylii* ، الفطر *Entomaphthora coronata* (b).

مضغوطة بقوة داخل الوعاء الأسيدى وتميل لأن تأخذ شكل عديدات الأوجه من ضغط الجراثيم الملاصقة . وعندما تتوفر ظروف رطوبة ، تصبح الخلايا أكثر انتفاخا وتتكور ، فتنطلق الخلايا الطرفية للخارج بقوة .

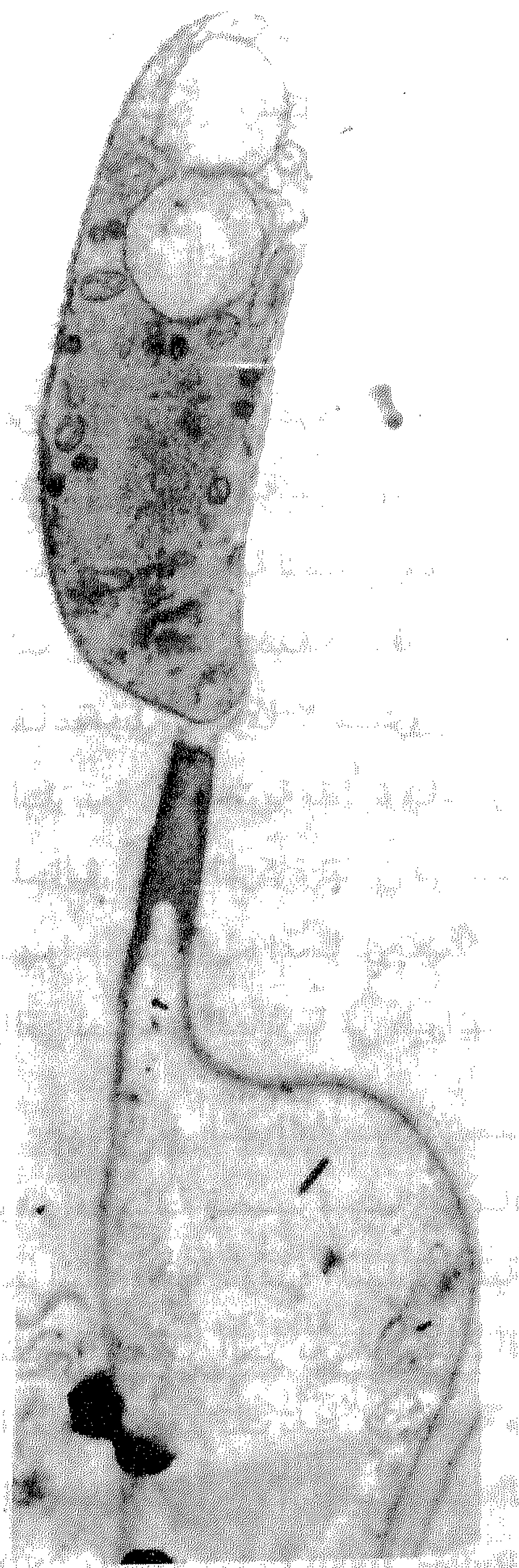
ميكانيكية الفقاعة فى الفطريات البازيدية :

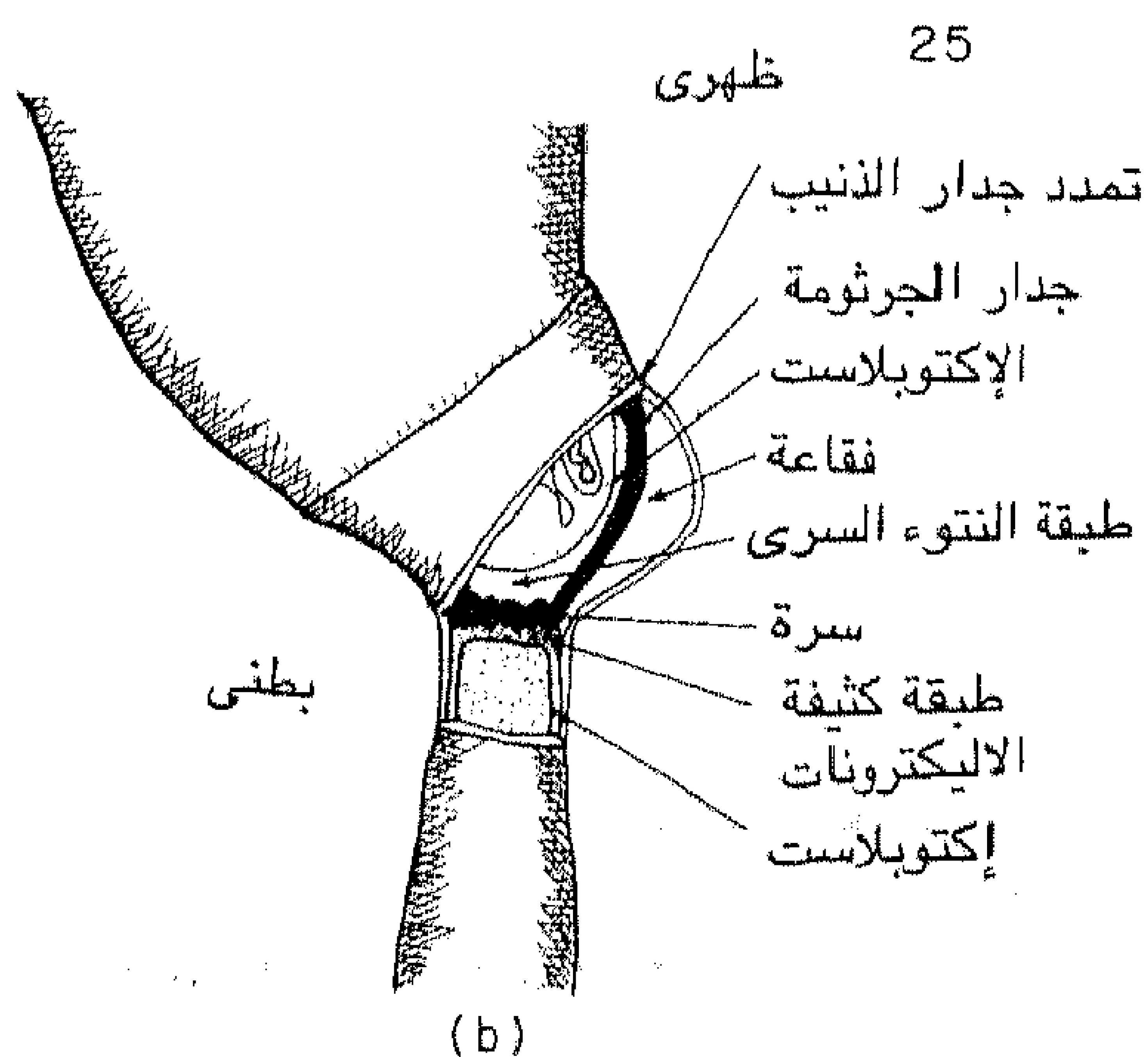
The Bubble Mechanism of the Basidiomycotina

إن الإنطلاق المفاجئ للجراثيم البازيدية يحدث فى غالبية الفطريات البازيدية ، كما يحدث تقريبا فى جميع الفطريات البازيدية الخصبة ، ولكنه لا يوجد فى الفطريات البازيدية المَعِديَّة . وقد لوحظ تزامن مميز لانطلاق الجرثيم كاستجابة لدورتى الليل والنهار تحت الظروف الطبيعية فى العديد من الفطريات البازيدية الخصبة (Haard and Karmer, 1970) .

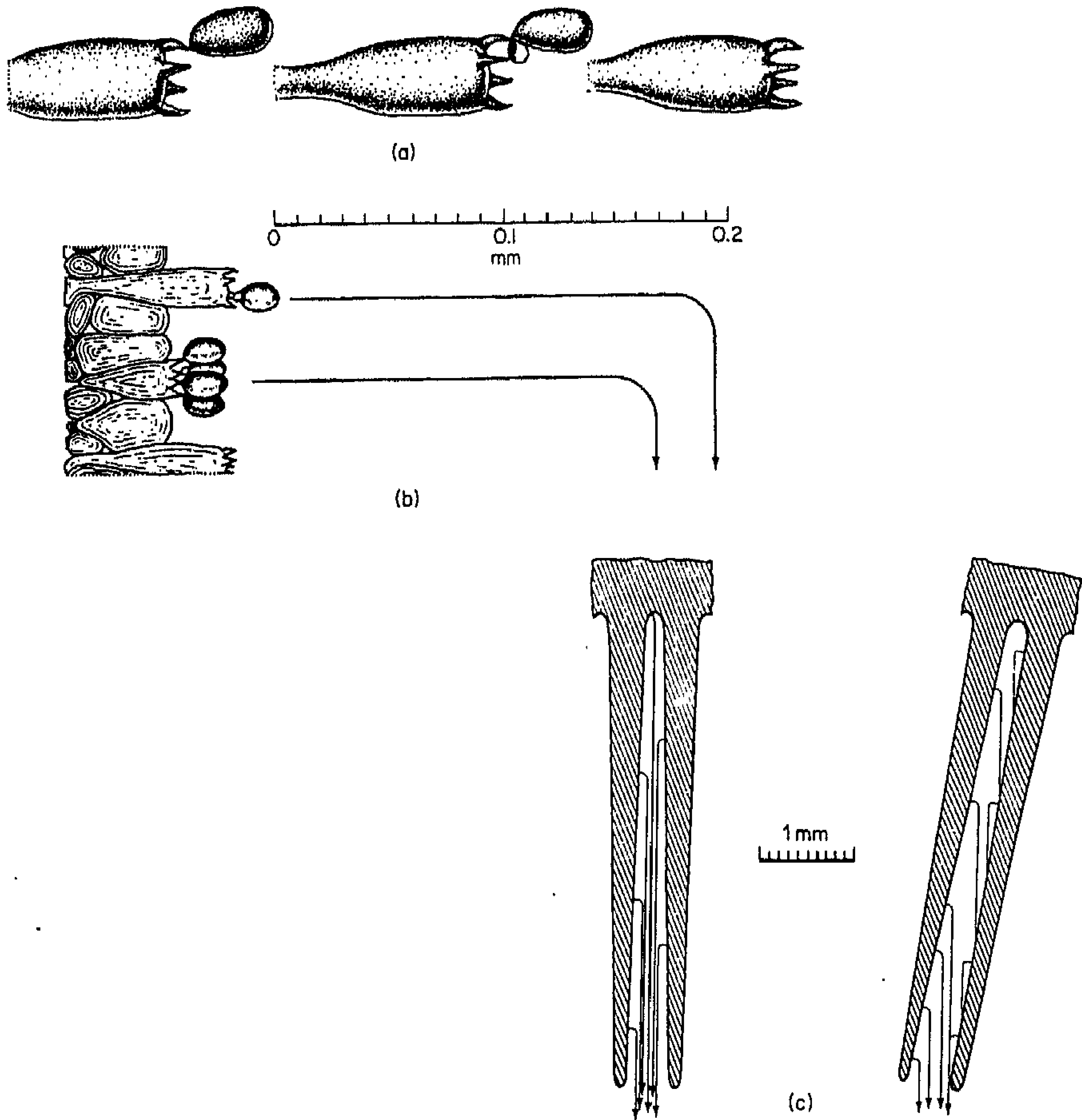
والأوعية البازيدية التى تطلق جراثيمها بقوة تحمل ذنيبات توضع عليها الجراثيم البازيدية عند زاوية ٤٥ درجة تقريبا كما تملك بروزا بشكل الركبة ، «النتوء السرى» (شكل ٧٢) . تبدأ الفقاعة فى التجمع عند النتوء السرى قبل إطلاق الجرثومة بحوالى ٥ – ١٠ ثوان . وتتكون هذه الفقاعة من غاز يتجمع بين طبقات جدار الجرثومة البازيدية ، مسببا تكون فقاعة رقيقة (Ingold and Dann, 1968; Van Niel *et al.*, 1972) . ويتجمع الغاز بعد انفصال الجرثومة البازيدية عن الذنيب بحاجز عرضى ، وتتكون الفقاعة لأن الجدار الخارجى يضعف قبل انفصال الجرثومة عن الذنيب . تنفجر طبقة الجدار المحيطة فجأة ، وتنطلق الجرثومة البازيدية للخارج بقوة ، مدفوعة بواسطة الغاز الهارب الذى ينتج من التحرر المفاجئ للضغط . وقد حسبت قوة الدفع هذه بحوالى ٥ ضغط جوى فى فقاعة يبلغ قطرها ٢ ميكرون (Van Niel *et al.*, 1972) . وتكون الجرثومة البازيدية مصحوبة بقطرة ماء . ورغم أنه لم يثبت ، فإنه قد اقترح أن بعض المحاليل المائية المركزة تتكون فى منطقة السرة . وفى الحال بعد التمزق والتعرض للهواء ، فإن هذه المحاليل تمتص الماء لتكون قطيرة ماء على سطح الجرثومة والتى تصاحب الجرثومة فى طيرانها (Van Niel *et al.*, 1972) .

وتدفع الجراثيم البازيدية إلى مسافة أقل من ١ ملليمتر (Ingold, 1953) ، وهى مسافة قصيرة جدا إذا ماقورنت بالمسافة التى يطلق الكيس الأسكى جراثيمه إليها . وهذه المسافة كافية لتطرد الجرثومة إلى نقطة منتصف الطريق تقريبا للممر الحر بين الطبقات الخصيبة المبطنة للأسنان ، (الصفائح ، أو الأنابيب) وبعد ذلك تغير الجرثومة منهجها وتبدأ السقوط كاستجابة للجاذبية الأرضية (شكل ٧٣) . ويسبب هذا الطريق فى أن تمر الجرثومة فى منحنى محدد (الإنحدار الجرثومى) (Buller, 1909) .





شكل (٧٢) : الجرثومة البازيدية والحبل السرى للفطر *Schizophyllum commune* . (a) صورة بالميكروسكوب الاليكترونى لجرثومة بازيدية متصلة بالذنيب على وعاء بازيدى . × ١٢٫٠٠٠ تقريبا ؛ (b) رسم تخطيطى يوضح النتوء السرى .

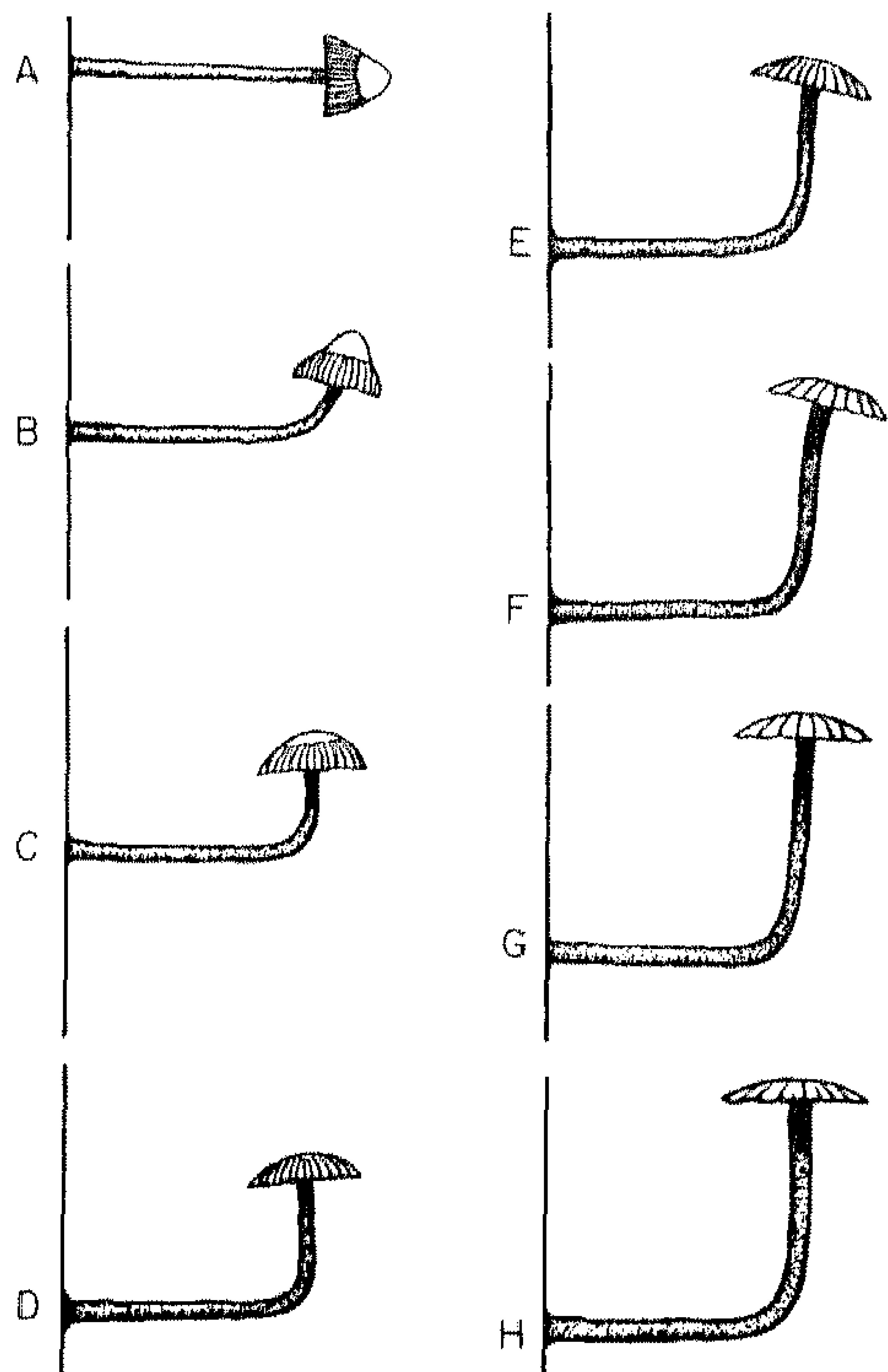


شكل (٧٣) : انطلاق الجرثومة البازيدية : (a) المراحل المتتابعة لانطلاق الجرثومة البازيدية . جرثومة بازيدية على ذنيب (يسار) ، وتظهر الفقاعة بعد ذلك (وسط) ، كل من الجرثومة البازيدية والفقاعة اختفيتا ، تاركتين الوعاء البازيدى خلفهما (يمين) ؛ (b) قطاع فى طبقة خصيبة يوضح المسافة النسبية للمسافة الأفقية (الانحدار الجرثومى) والمر الذى يلى انطلاق جرثومة بازيدية ؛ (c) الصفائح (الخياشيم) فى وضعها الرأسى الطبيعى والتى تسمح للجراثيم البازيدية بأن تهرب (يسار) ، والخياشيم المائلة والتى تتسبب فى إصطياد بعض الجراثيم البازيدية (يمين).

ولكى تكون الميكانيكية فعالة فى انتشار الجراثيم من القلنسوة ، يجب أن يكون حامل الطبقة الخصيبة رأسى التوجيه . فإذا ما أطلقت الجرثومة البازيدية أفقيا ، فإنها تكون حرة السقوط خلال الفراغ الحر الضيق بين الطبقات الخصيبة حتى تصل إلى الهواء المفتوح ، فتحمل بتيار الهواء وتنتشر . وإذا كان حامل الطبقة الخصيبة مائلا ، فإن الجرثومة الساقطة ستحجز على الطبقة الخصيبة المجاورة التى تعترض مسارها . والتوجيه الرأسى للطبقة الخصيبة يستمر عن طريق الانتحاء الأرضى الموجب لحامل الطبقة الخصيبة والإنتحاء الأرضى السالب للساق . ويستطيع الساق أن ينمو فى أى اتجاه لكى تظل الصفائح ، الأنابيب ، أو الأسنان على المحور الرأسى المطلوب . فمثلا ، إذا نمى أحد فطريات عيش الغراب على مسطح عمودى فإنه ينتج ساقا منحنية بحيث تمسك الصفائح رأسية (شكل ٧٤) . كما أن فطر القلف الذى ينمو على كتلة خشبية يتغير وضعها بالصدفة يعيد توجيه نموه باستمرار (لايمكن تحديد النتيجة النهائية) (شكل ٧٥) ويعطى أنابيبا رأسية دائما . وبالاضافة إلى الجاذبية الأرضية الموجبة ، فإن الطبقات الخصيبة يجب أن يفصلها عن الأرض هواء مفتوح يمكن للجراثيم أن تسقط فيه . ويتم ذلك إما بتكوين ساق يحمل القلنسوة فوق الأرض أو بالنمو على شجرة أو ماشابه ذلك بحيث تؤدى إلى نفس النتيجة . وأكثر من ذلك ، تحمى القلنسوة الطبقة الخصيبة من الابتلال بالماء ، والذى سيجعل انطلاق الجراثيم مستحيلا (Ingold, 1971) .

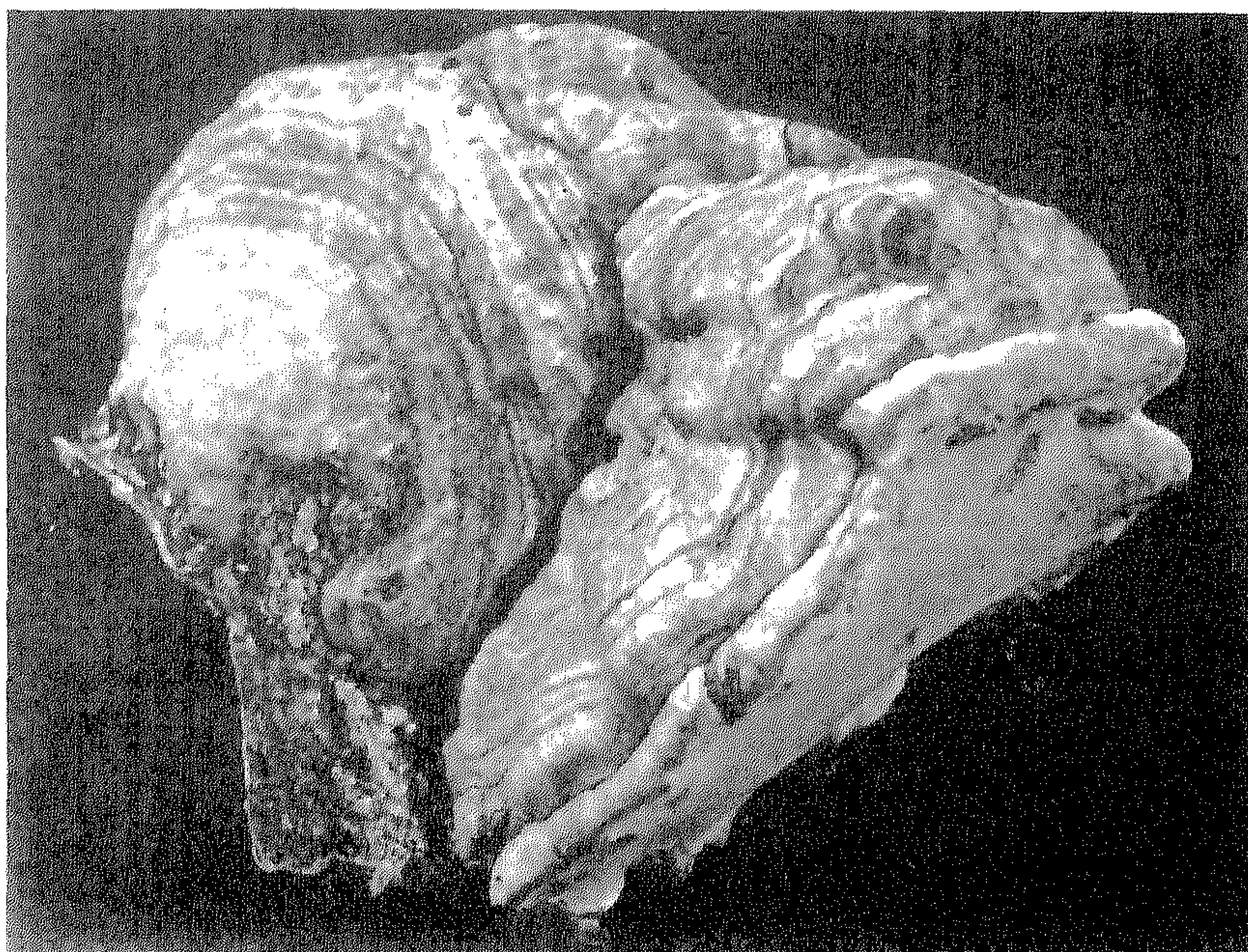
ميكانيكية الإنقلاب (من الداخل إلى الخارج) : Eversion Mechanism

إن جنس *Sphaerobolus* هو أحد الفطريات البازيدية المعديَّة التى توجد بكثرة على الخشب المتعفن أو على روث الحيوانات آكلة العشب ؛ وقطره عادة ١ – ٢



شكل (٧٤) : الالتفاف للانتحاء الأرضى وضبط وضع القلنسوة فى الفراغ . ثمرة بازيدية وضعت فى الموضع الموضح فى (A) ، وبعد ساعتين ونصف أخذت الوضع الموضح فى (B) . أما الأوضاع الأخرى فقد أخذت على فترات كل ساعة ، حتى أخذت الثمرة البازيدية فى النهاية الوضع الموضح فيى (H) والذى تكون فيه الخياشيم مدلاه لأسفل .

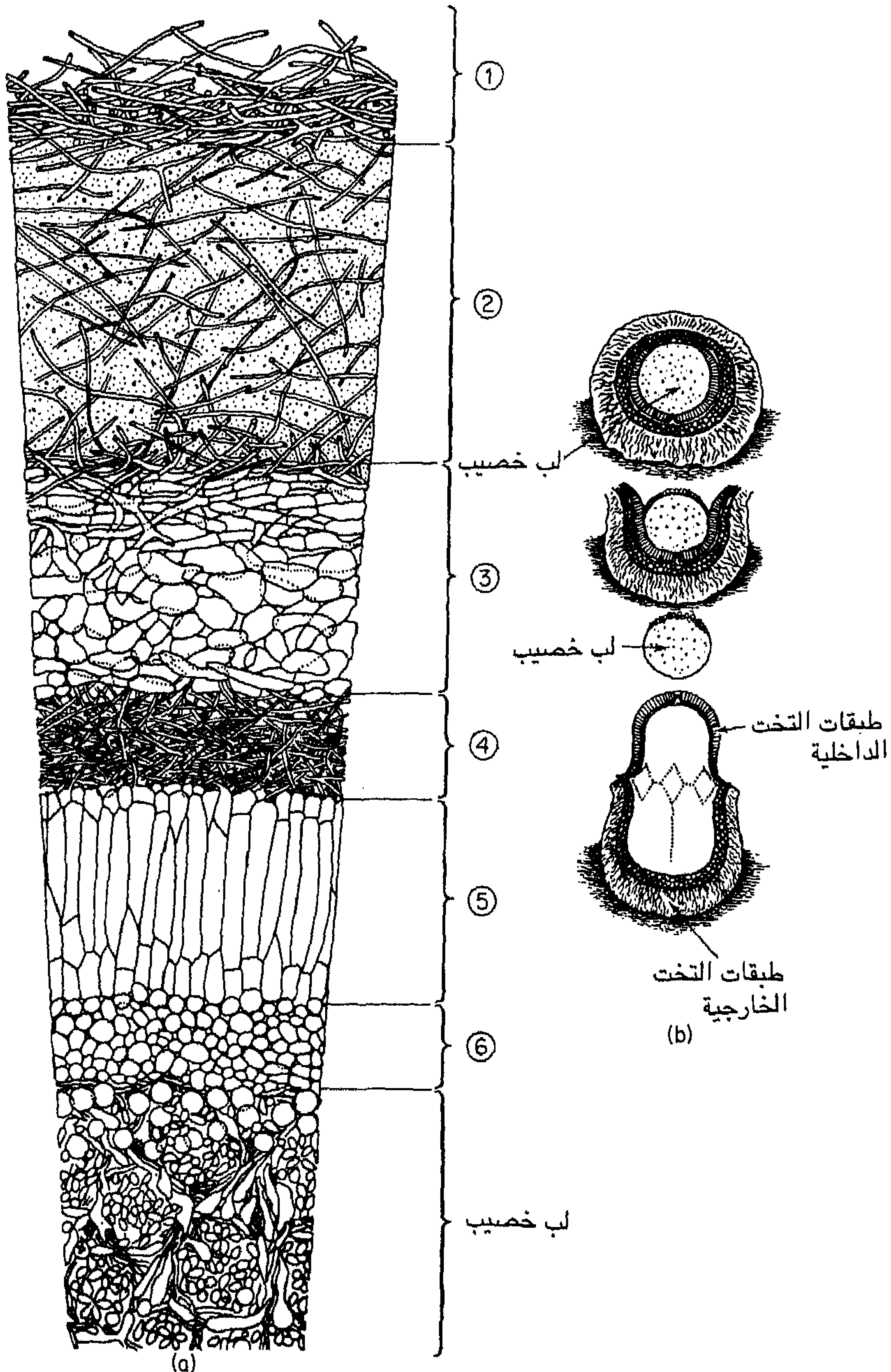
شكل (٧٥) : ثمـرة بازيدية لفطر القلف *Ganoderma applanatum* . لقد حركت كتلة الخشب التى نمى عليها هذا الفطر عدة مرات ، وفى كل مرة يوجه النسيج الجديد المتكون نفسه دائما بالطريقة التى تجعل الأنابيب متجهة إلى الأرض حوالى ٧ / ١٨ من الحجم الطبيعى .



ملليمتر . وأثناء النصف الأول من نموه ، يكون التعرض للضوء الأزرق مطلوبا ، أما أثناء مرحلة النضج فيكون التعرض للضوء الأحمر مطلوبا . ولا يكون الفطر متأثرا بالضوء فى يوم نموه الأخير . وفى نفس الأثناء تصبح الثمرة البازيدة موجهة للضوء ؛ ويتم التحكم فى هذا الانتحاء الضوئى الموجب بواسطة الضوء الأزرق (Alasodura, 1963; Ingold and Nawaz, 1967; Nawaz, 1967) .

وعند النضج ، ينكشف اللب الخصيب عندما تنشق قمة التخت بصورة نجمية وتنحنى للخلف . وتبرز كتلة اللب الخصيب فجأة بميكانيكية تشبه المنجانيق (شكل ٧٦) ويعرِّض المحتوى الأعظم للفطر . ويحدث تفتح التخت وبروز اللب الخصيب فى الساعات الأولى من ضوء النهار .

ولتوضيح هذه الميكانيكية بصورة أكمل ، سنناقش الفطر *Sphaerobolus stellatus* . يحاط اللب الخصيب لهذا الفطر بست طبقات جرابية واضحة ، تعتبر الثلاث الداخلية منها ذات أهمية خاصة فى هذه المناقشة (شكل ٧٦) . والطبقة الداخلية جدا منها (٦) والتى تحيط اللب الخصيبب هى طبقة رقيقة من الخلايا البارنشيمية الكاذبة ؛ والطبقة الملاصقة لها (٥) هى طبقة عمادية تبنى من خلايا صلبة متشابهة الطرفين ؛ وتحاط الطبقة رقم (٥) بالطبقة رقم (٤) وهى خلايا ليفية . وقبل تفتح التخت مباشرة ، تتحلل طبقة الخلايا البارنشيمية الكاذبة (٦) الملاصقة للب الخصيب ، فاصلة بذلك اللب الخصيب عن طبقات التخت الخارجية ومكونة بركة مائية تخدم كزيت . كما يتحلل الجزء الخارجى من الطبقة الليفية أيضا (٤) ، منتجا فراغا بين ما يتبقى من الطبقة ٤ وطبقات التخت الخارجية (٣ ، ٢ ، ١) ولكنه يظل مثبتا بقوة لهذه الطبقات الخارجية للتخت عند أسنان الانشقاق النجمى . بعد ذلك تمتص الخلايا العمادية الموجودة فى الطبقة الخامسة



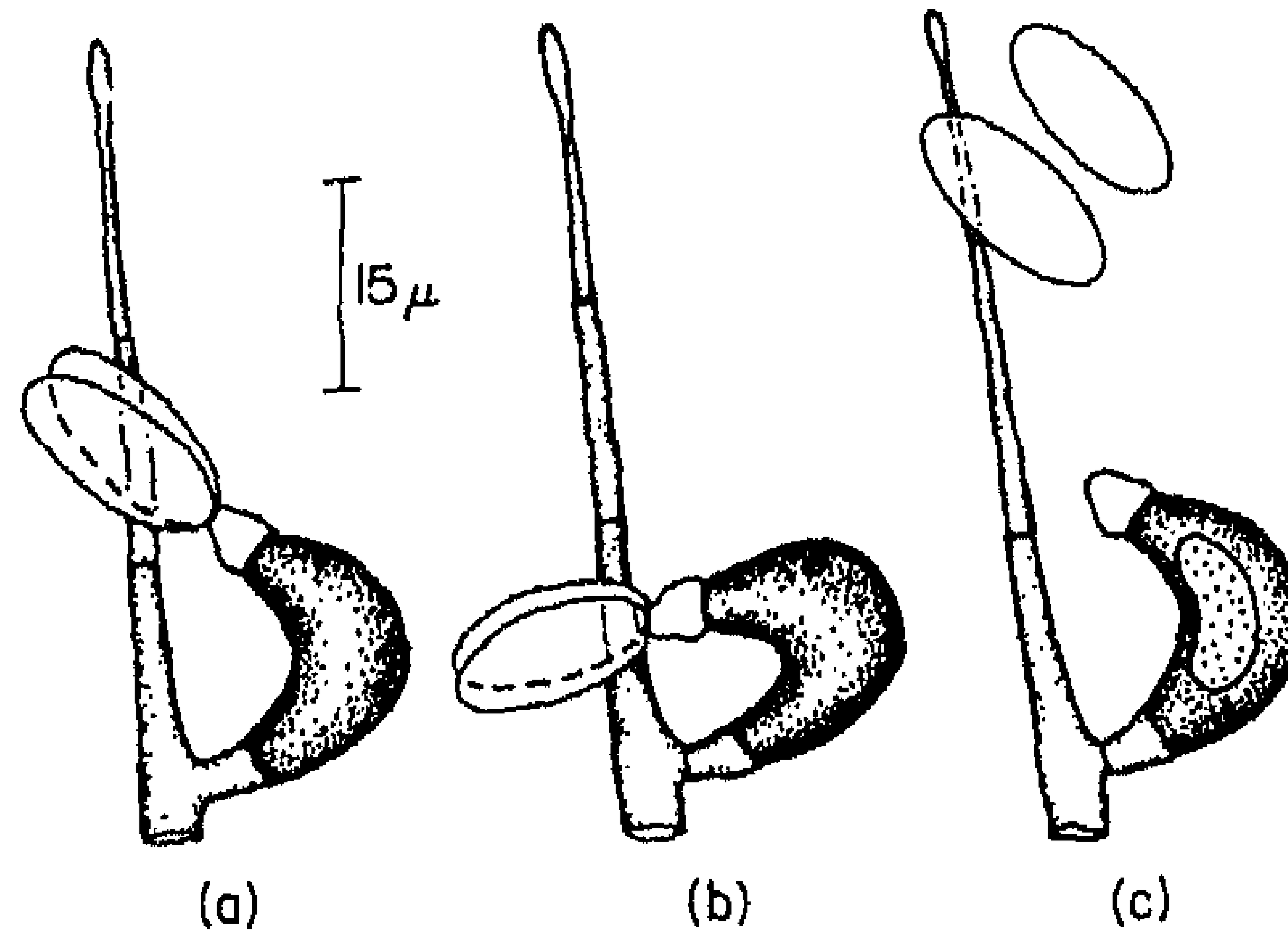
شكل (٧٦) : الفطر *Sphaerobolus stellatus* : (a) تفاصيل طبقات التخت . X 63 ؛ (b) المراحل المتتابعة لانطلاق اللب الخصيب من أعلى إلى أسفل . أنظر النص للتوضيحات الاضافية .

الماء المتوفر من التحلل الذى تم وتصبح متزايدة الانتفاخ . وعند هذا الوقت ، يوجد تناقص فى المحتوى الجليكوجينى للخلايا العمادية ، وزيادة فى السكريات الذائبة ، مما يؤدى إلى الزيادة الكبيرة فى التركيز الاسموزى لهذه الخلايا . وبزيادة انتفاخ خلايا الطبقة (٥) ، تميل حافة التخت المتفتحة للخارج كنتيجة للتمدد المستمر لهذه الطبقة المنتفخة . ويظل الجزء العلوى فقط من الطبقة ٥ حر التمدد ، حيث أن الطبقة الليفية (٤) تكون متصلة بالقاعدة فتكون غير مرنة نسبيا . وينشأ ضغط على هذه الطبقات ، وتصل إلى نقطة عندها تتفكك الطبقات فجأة وتنقلب من الداخل إلى الخارج ، وتظل متصلة عند الأسنان بطبقات التخت الثلاث الخارجية الصلبة ، فتلقى بذلك اللب الخصيب للخارج بقوة كبيرة . ويكون الانطلاق الفعلى للب الخصيب سريعا جدا لدرجة عدم ملاحظته ، ولكن يمكن حساب القوة الدافعة لأن تكون كبيرة لدرجة تصل إلى ٩ر٣ متر / ثانية . والمسافة الأفقية التى ينطلق اليها اللب الخصيب وجدت كبيرة جدا إذ تصل ١ر٦ مترا ؛ وهى أكبر مسافة معروفة لإنطلاق أى فطر (Buller, 1931) .

ميكانيكة الماء المشدود (المضغوط) : Tensile Water Mechanism

من الميكانيكيات شائعة الحدوث فى الفطريات الخيطية هى تلك التى تعمل عندما تتناقص رطوبة الهواء الجوى . إذ يخلق تبخر الرطوبة الخلوية ضغطا سلبيا داخل الخلية (الجرثومة الكونيدية ، الحامل الكونيدى ، أو كليهما) . فارتباط جزيئات الماء ببعضها والتصاق جزيئات الماء بالجدار الخلوى يسحبان جدار الخلية للداخل ، واضعين هذه الجدر تحت ضغط كبير . وفجأة يحدث تمزق فى الماء المشدود ، ربما لأن الشد أو الالتصاق لا يمكنه الاستمرار أكثر . ويتميز هذا التمزق بالظهور المفاجئ لفقاعة غاز ورجوع الضغط فجأة إلى وضعه

الطبيعى ، مما يسمح للجدر بالعودة ثانية إلى وضعها الأصلى وبذلك تنطلق الجرثومة الكونيدية بعيدا (شكل ٧٧) .



شكل (٧٧) :انطلاق الجرثومة الكونيدية فى الفطر *Zygosporium osceoides* بتمزق الماء المشدود : (a) كونيديات تولدت على انتفاخ منحنى ، وفى وضعها الطبيعى قبل حركتها الأولى ؛ (b) انحناء الانتفاخ كاستجابة للضغط الداخلى السلبى ؛ (c) عودة الانتفاخ المفاجئة إلى وضعه الطبيعى بعد اطلاق الجرثومتين الكونيديتين . وقد ظهرت فقاعة الغاز .

إنتشار الجراثيم : Spore Dispersal

تنتشر الجراثيم سلبيا بواسطة الهواء ، الماء ، والحيوانات أو بنقل عوائلها النباتية . وتعتمد الفطريات على هذه الميكانيكيات فى نقل جراثيمها إلى الأماكن التى تتوفر فيها الظروف الملائمة ولاستمرار بقائها . والانتشار هو شئ مهم لأنه يمكن الفطر من احتلال أوساط أكثر اتساعا .

الانتشار بواسطة الهواء : Dispersal by Air

تتحرر غالبية الجراثيم الفطرية (أو تنزع من تراكيبها ببساطة بالرياح) كما تنتشر بواسطة الهواء . والعينة من الهواء قد تحتوى على كمية كبيرة جدا من الجراثيم تصل إلى ٢٠٠ر٠٠٠ جرثومة فطرية لكل متر مكعب ، رغم أن ١٠ر٠٠٠

جرثومة / متر مكعب تعتبر ظاهرة عادية جدا (Gregory, 1952) . كما وجدت كذلك أجزاء هيفية فى الهواء . ويتذبذب عدد بالجراثيم فى الهواء بحسب الظروف السائدة ويكون كبيرا بصفة خاصة بعد سقوط الأمطار .

وفى بعض الأنواع يتباين جدا عدد الجراثيم التى يمكن جمعها من الهواء بتباين فترات اليوم (مثل الصباح بالمقارنة بفترة بعد الظهيرة) . وقد تكون هذه المرحلية كاستجابة لايقاع الظروف البيئية . فمثلا تكون الرياح أكثر شدة أو أقوى قرب الظهيرة عنها فى أوقات اليوم الأخرى ، والتى ستنزع بالتالى عددا أكبر من الجراثيم الناضجة . كما تستجيب بعض الفطريات لدورتى الاضاءة والاظلام ، وبذلك قد تتبع جراثيمها هذه الفترة فى النضج . والجراثيم اليوريدية لأصداء عديدة تنضج أثناء النهار . ولهذا فإنه عند منتصف النهار ووقتما تكون الرياح فى أقصى درجاتها ، فإنه سيوجد عدد كبير استثنائى من الجراثيم اليوريدية فى الهواء . وبالمقارنة ، فإن انطلاق الجراثيم الأسيدية يميل لأن يكون أثناء الليل ذلك لأن الرطوبة النسبية العالية تلائم بناء الانتفاخ اللازم لانطلاقها . أى أن أعداد الجراثيم فى الهواء فى وقت خاص قد يتأثر باستجابة الفطر نفسه لدورتى الضوء والظلام (Ingold, 1971) أو بالرطوبة النسبية . وكمثال للحالة الأخيرة ، يطلق الفطر *Drechslera turcica* جراثيمه فى الصباح عندما تتولد الرطوبة النسبية العالية عن طريق تبخر الندى . وقد قاس Leach (1976) تغيرات كبيرة فى فرق الجهد فى الجزء المصاب من ورقة الذرة والتى نتجت عن تغير الرطوبة النسبية كما أنها كانت مرتبطة بانطلاق الجراثيم . وهو يقترح أن الحوامل الكونيدية والكونيديات تصبح مشحونة بمثل الشحنة الكهربائية أثناء الفترات عالية الرطوبة النسبية ، فتخلق بذلك تنافرا كهربائيا استاتيكيا بين الكونيديات والحوامل

الكونيدية وينتج عن ذلك انطلاق الجراثيم عندما تتناقص الرطوبة بين الكونيديات والحوامل الكونيدية وينتج عن ذلك انطلاق الجراثيم عندما تتناقص الرطوبة النسبية .

ويمكن أن يقدر عدد ونوع الجراثيم الموجودة فى الهواء بواسطة جهاز مثل مصيدة السحب الحجمى الأوتوماتيكية لـ Hirst ، والتى من خلالها يدخل حجم معلوم من الهواء ويوجه إلى شريحة جعلت صمغية بواسطة الجليسرول أو الجيلاتين البترولى . تصبح الجراثيم بذلك ملتصقة على الشريحة ويمكن حساب عددها باستخدام الميكروسكوب . وتتضمن الطرق الأبسط الآتية :

١ - تعريض شريحة صمغية مماثلة للهواء (ربما لمدة ٢٤ ساعة) ، يمكن بعدها فحص الجراثيم ،

٢ - تعريض طبق بترى يحتوى على بيئة غذائية للهواء ، والتى ستسمح لبعض الجراثيم الملتصقة بأن تنبت على البيئة .

ومن عيوب هذه الطرق أنها تقيس الجراثيم الساقطة فقط وليس العدد الدقيق لجراثيم الهواء الكلية . ومن عيوب الطريقة الثانية والمستخدمة البيئة الغذائية أنه ليست جميع الجراثيم ستنبت على أى بيئة فردية واحدة ، وأن هذه الجراثيم النابتة بالفعل هى التى يحسب عددها .

وفى الهواء الساكن تماما ، ستسقط الجرثومة بفعل الجاذبية الأرضية . ويمكن حساب معدل الترسيب لسقوط الجرثومة باستخدام قانون Stoke ، الذى

يصف معدل سقوط كرة صغيرة فى سائل لزج* . (ومن أجل هذا الحساب ، (يفترض أن كثافة الجرثومة تساوى تقريبا كثافة الماء) . ويتراوح معدل ترسيب جراثيم الفطر بين ٠٠٣ر- إلى ٧٨ر٢ سم / ثانية تقريبا وتكون مع الحجم العادى حوالى ٠ر١ سم / ثانية . ويلاحظ أن عدم انتظام الجرثومة وكذلك خشونة سطحها سوف يؤثران على معدل تساقطها (Gregory, 1973) .

ورغم أن معدل تساقط الجرثومة فى الهواء الساكن يمكن حسابها ، إلا أن الهواء الساكن حقيقة لا يمكن وجوده فى الطبيعة . وتوجد طبقة رقيقة جدا وميكروسكوبية من الهواء الساكن عند سطح الأرض ، ولكن فوق هذه الطبقة مباشرة توجد الطبقة الصفيحية من الهواء . والطبقة الصفيحية هى أكثر الطبقات انخفاضا من الهواء المتحرك ، ويتحرك الهواء موازيا للسطح الأقرب . وسمك الطبقة الصفيحية يكون عادة حوالى ١ ملليمتر ولكنه يتغير بحسب سرعة الرياح وخشونة السطح الملاصق . فهى رقيقة فى سرعات الرياح العالية وأكثر سمكا تحت الظروف الهادئة . وتوجد الطبقة الهائجة فوق الطبقة الصفيحية ، حيث مرور الهواء فيها يكون معقدا ، كنتيجة لكل من الريح والتيارات العكسية المحلية . ويمكن للشخص ملاحظة الهياج بمشاهدة دخان النار أو المدخنة . ويزداد سمك الطبقة الهائجة بازدياد الرياح .

$$gr^2 . \frac{P - \delta}{\mu} . \frac{2}{9} + V \quad *$$

V = السرعة الطرفية (سرعة الترسيب) ، سنتيمتر / ثانية

δ = كثافة الكرة بالجرام / سم٣ (الماء = ٠٠ر١) وهو يساوى الجرثومة تقريبا .

P = كثافة الوسط (الهواء = ٢٧ر١ × ١٠-٣ جم / سم٣) .

g = عجلة الجاذبية الأرضية (٩٨١ سم / ثانية٢) .

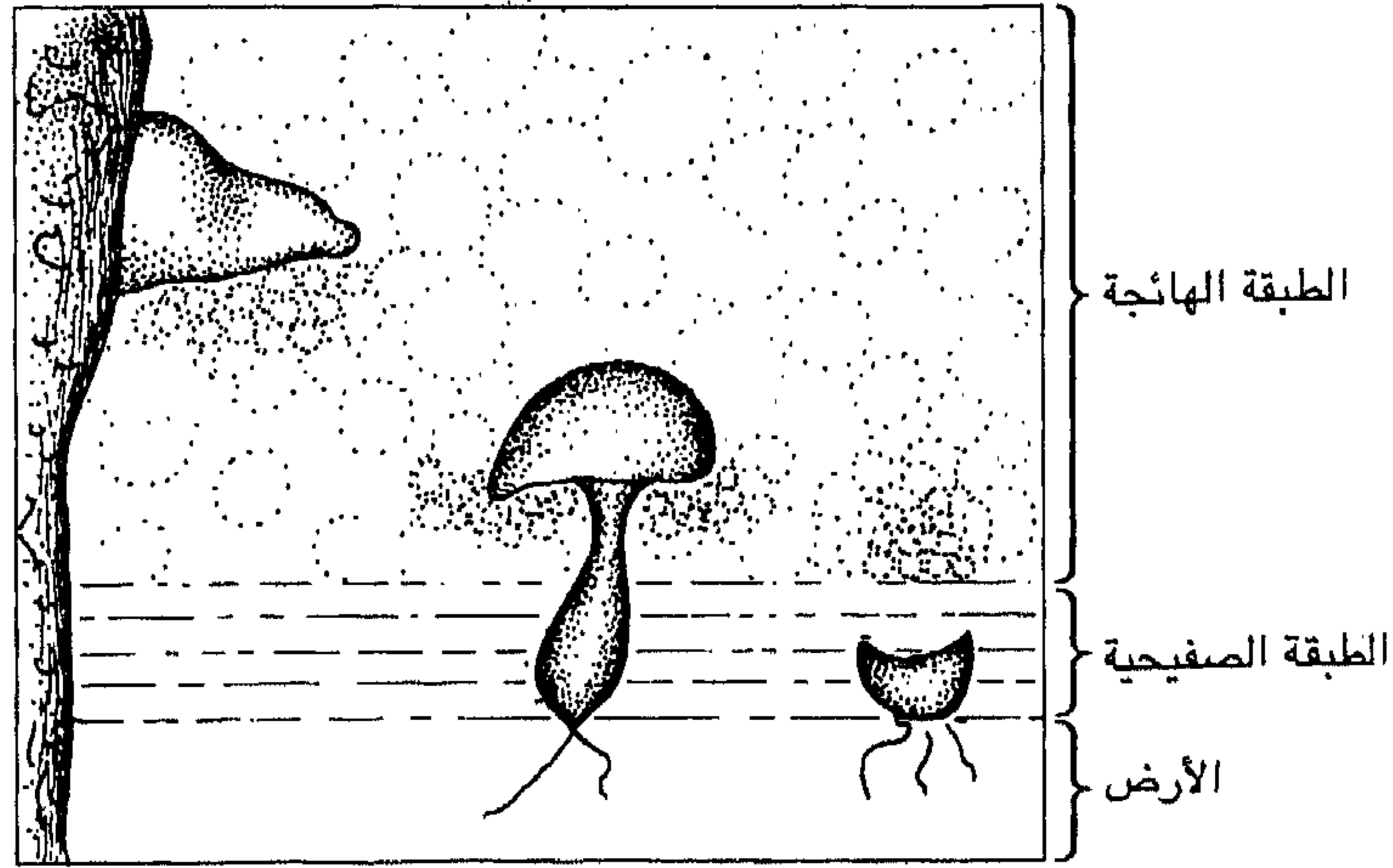
μ = لزوجة الوسط (الهواء عند ١٨ °م = ٨ر١ × ١٠-٤ جم / سم٢) .

r = نصف قطر الكرة بالسنتيمتر .

إن المعدل الفعلى لترسيب الجراثيم ، والمسار الذى ستسلكه ، يقدران بسرعتها كاستجابة للجاذبية الأرضية (قانون Stoke) وكذلك اتجاه ومعدل هبوب الرياح . والجرثومة فى الطبقة الصفيحية تسقط بفعل الجاذبية الأرضية ، ولكن مسارها يتحدد بواسطة كل من سرعتها ومعدل حركة الهواء الصفيحى . وجروثومة فى الطبقة الهائجة يحتمل أن تحمل سواء لأعلى أو جانيا بواسطة تيارات الهواء ويمكن أن تبقى فى الطبقة الهائجة لمدى غير محدد . فطيران جرثومة فى الطبقة الهائجة قد يستغرق ساعات ، أيام أو حتى أعوام ، والمسافة التى تسافر إليها يمكن تكون عشرات أو مئات الأميال .

وقد اقترح أن الجرثومة التى تنتشر لمسافات بعيدة ، قد أطلقت مباشرة إلى الطبقة الهائجة وليس إلى الطبقة الصفيحية . وهذه الفطريات التى أصبحت مهيأة للانتقال بالهواء عن طريق جراثيمها لها ميكانيكيات بحيث تحرر جراثيمها مباشرة فى الطبقة الهائجة . ويمكن مشاهدة ذلك فى الفطريات الأسكية القرصية التى تطرد جراثيمها بقوة تشبه إطلاق الرصاص فتنفذ من الطبقة الصفيحية إلى الطبقة الهائجة وكذلك فى الفطريات البازيدية التى تكون طبقاتها الخصيبة فوق الأرض بمسافة كافية بحيث تسقط الجراثيم مباشرة إلى الطبقة الهائجة (شكل ٧٨) .

وينتهى نشر الهواء للجراثيم بالترسيب ، أو هبوط الجراثيم ، على طبقة تحتية قد تكون أو لاتكون مناسبة لانباتها . ويحدث ترسيب الجراثيم (١) بتعلق الجرثومة على سطح يعترضها (مثل نصل ورقة عشب) والتى تعترض انسياب الهواء ، (٢) بالترسيب من الهواء كاستجابة للجاذبية الأرضية ، (٣) بغسيل ما فى الهواء بواسطة المطر أو الثلج ، (٤) بالترسيب الكهروستاتيكى ، والذى يحدث إذا لاقت جرثومة تحمل شحنة صغيرة (سالبة أو موجبة) طبقة تحتية تحمل



شكل (٧٨) : إطلاق الجراثيم لاثنين من الفطريات البازيدية الخصيبة وأحد الفطريات الأسكية القرصية مباشرة إلى طبقة الهواء الهائجة .

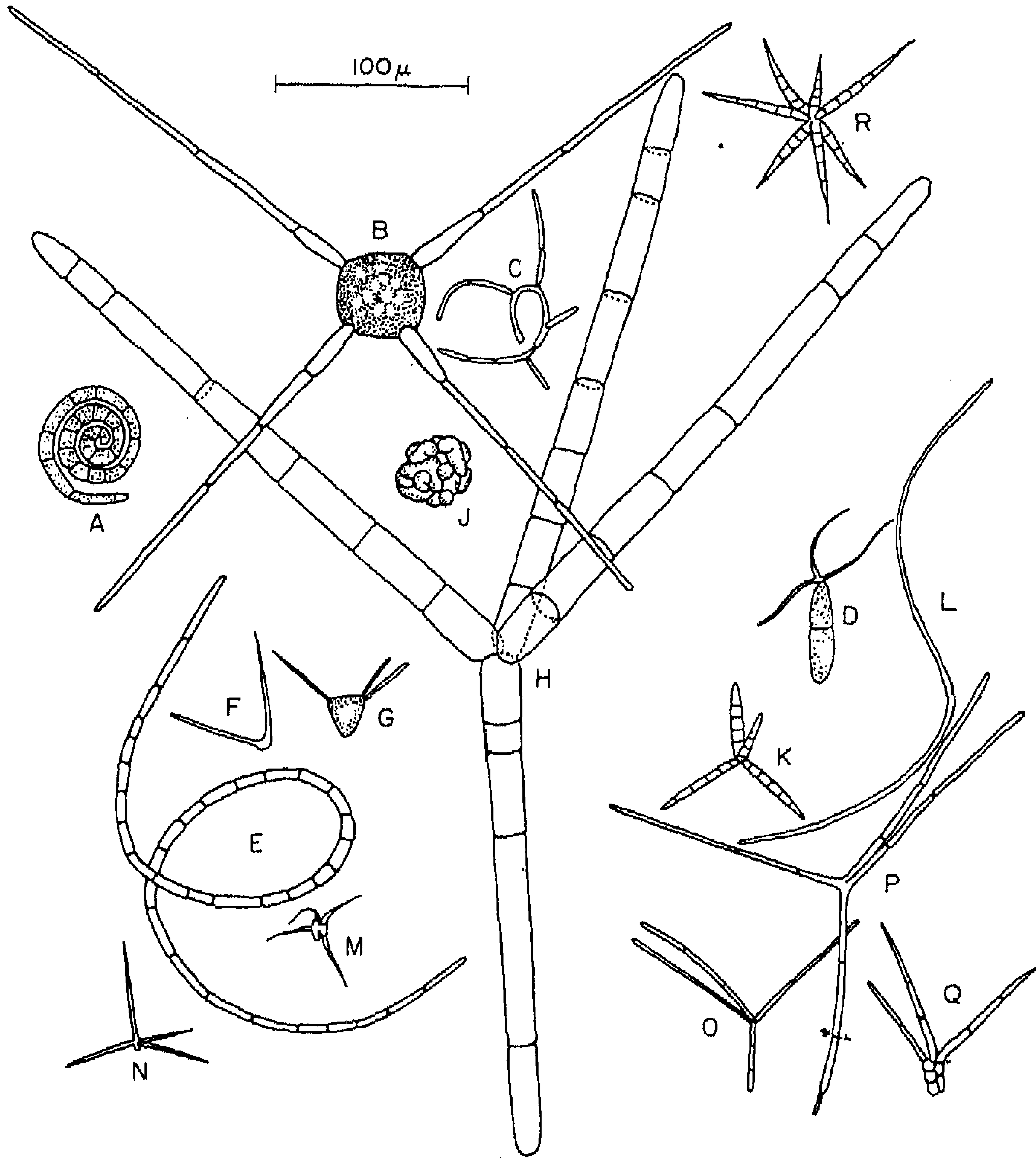
شحنة مضادة ، أو (٥) بتبادل الطبقة - الرابطة حيث تمر الجراثيم من الطبقة الهائجة إلى الطبقة الصفيحية ، وأثناء ذلك تترسب . وترسب الجراثيم يعتبر عملية غير فعالة نسبيا حيث أنها عشوائية . ولذلك فإن هناك فقد كبير فى الجراثيم .

الانتشار بواسطة الماء : Dispersal by Water

تشمل الفطريات المائية تلك التى تكون جراثيما هدبية ، مثل الكيتريدات ، تابعاتها ، والفطريات البيضية . وأقل من ٢ ٪ من الفطريات عرف أنها مائية (Ingold, 1975) . وتسبح الجراثيم الهدبية لهذه الفطريات بضعف وعشوائية فى المنطقة كما أنها أيضا تحمل بواسطة تيارات الماء القوية أو بأى حركة للماء . والانتقال السلبى بواسطة تيارات الماء هو ولا شك هام جدا فى انتشار هذه الفطريات عما تملكه نفسها من حركة محلية محدودة .

وطراز ثان من الفطريات المائية هى تلك التى لا تنتج طورا هدبيا سابحا ، وهى تشمل أنواعا عديدة من الفطريات الديتيرية الخيطية التى تنمو على الأوراق والمخلفات عند قاع ينبوع جيد التهوية يتحرك الماء فيه برفق . وتنتج غالبية هذه الفطريات جراثيما رباعية الأذرع (tetraradiate) (شكل ٧٩) ، والتى يمكن جمعها بغزارة فى الفقاعات التى تتجمع خلف العوائق فى الينبوع ، خاصة فى أواخر الخريف أو فى الشتاء . وتنتقل الجراثيم فى تيارات الماء المتحركة ببطء . وفيما يتعلق بالجراثيم التى تنتقل مع الماء ، نصل إلى مشكلة توقفها على طبقة تحتية ، ويفترض أن الشكل غير المنتظم للجرثومة رباعية الأذرع يمكنها من أن تتعلق أو تثبت نفسها على طبقة تحتية بسهولة أكثر من الجراثيم المستديرة . وقد ثبت بالتجربة أن الجرثومة رباعية الأذرع تمسك بكفاءة أكثر على سطح مستوى عن الجراثيم المستديرة، مما يؤكد هذا افتراض . ومثل هذه الجرثومة تتصل بالسطح عند ثلاث نقط ، مثل ثلاثية الأرجل ، مما يعطى ثباتا للاتصال (أكثر بكثير من الاتصال فى نقطة واحدة) . وأكثر من ذلك ، فإن الجرثومة المتشعبة يمكن اصطيادها فى الفقاعات الهوائية أفضل من الجراثيم غير المتفرعة ، وهذا يلائم اصطياد الجراثيم المتفرعة فى الفقاعات التى تنقلها من التيار بطئ الجريان (Iqbal and Webster, 1973) . ورغم أن غالبية الجراثيم رباعية الأذرع تنتجها الفطريات الخيطية ، فإن القليل منها ينتج بواسطة الفطريات البازيدية . ويقترح Ingold (1975) أن هذا يشكل تحورا مورفولوجيا تم التوصل اليه بالتطور .

وتنتشر جراثيم كثير من الفطريات الأرضية بواسطة الماء ، حتى ولو لم تتهيأ الفطريات أساسا لانتشار جراثيمها بالماء . ويمكن أن توجد مثل هذه الحالة عندما تقرع قطرات المطر تركيبا يحمل الجراثيم وتغسله ، حاملة الجراثيم فى قطرات



شكل (٧٩) : الجراثيم المجموعة من عينة فقاعة فردية أسفل المساقط فى نهر . الجراثيم B ، H ، K ، M ، N ، O ، P ، Q رباعية الأذرع .

الرذاذ (كما شاهدنا فى الفطريات الهلامية) . وهذه تعطى وسيلة فعالة فى الانتثار حيث أن قطرة الماء ذات ٥ ملليمتر قطر (حجم أكبر قطره مطر) الساقطة من إرتفاع ٤ر٧ سم يمكن أن تنتج أكثر من ٥٠٠٠ قطيرة رذاذ تسافر لمسافة ٢٠ سم فى المتوسط (Gregory *et al.*, 1959) . والماء الجارى الذى يمر من منطقة إلى أخرى يحمل الجراثيم معه . وهذا يحدث عندما يمر ماء المطر بجسم يعترضه حاملا الفطريات ، مثل شجرة ، مرور الماء خلال التربة ؛ وفيضان الماء فى البحيرات والأنهار فوق ضفافها الجافة العادية .

الانتثار بواسطة الحيوانات : Dispersal by Animals

جميع أنواع الحيوانات ، بما فيها الانسان ، هى عادة عوامل هامة لانتثار الجراثيم . والحيوان قد يتصل بالصدفة مع جراثيم فطر بالاحتكاك بالنباتات أو بطبقة تحتية أخرى تحمل الفطريات ويجمع بهذه الطريقة الجراثيم على جلده ، شعره ، مخالبه ، أو ملابسه . ويكتمل الانتثار عندما تسقط الجراثيم من فوق جسمه مرة أخرى . وفى حصر لستة وثلاثين طائرا أسقطت بينما كانت تستريح على أشجار القسطل (أبو فروة) ثبت أن ١٩ منها كانت تحمل جراثيم فطر لفحة القسطل ، *Endothia parasitica* (Heald and Studhalter, 1917) . ورغم أن الحيوان قد يتغذى على أعشاب تحمل جراثيم الفطر أو يستهلك ثمرة جرثومية غضة ، وأن الجراثيم بذلك تمر خلال قناته الهضمية ، فإنها أحيانا لاتضار ويمكنها الانبات عند إخراجها . وقد أجرى Talbot (1952) حصرا لـ ٧٢ حيوانا صغيرا (مثل قمل الخشب ، الحلم ، اليرقات ، مئويات الأرجل ، القواقع ، نطاطات الذيل ، والديدان) ووجد أن جزءا كبيرا من محتويات القناة الهضمية والشرجية كانت من أصل فطرى وأن حيوانا واحدا فقط لم يحتو على جراثيم

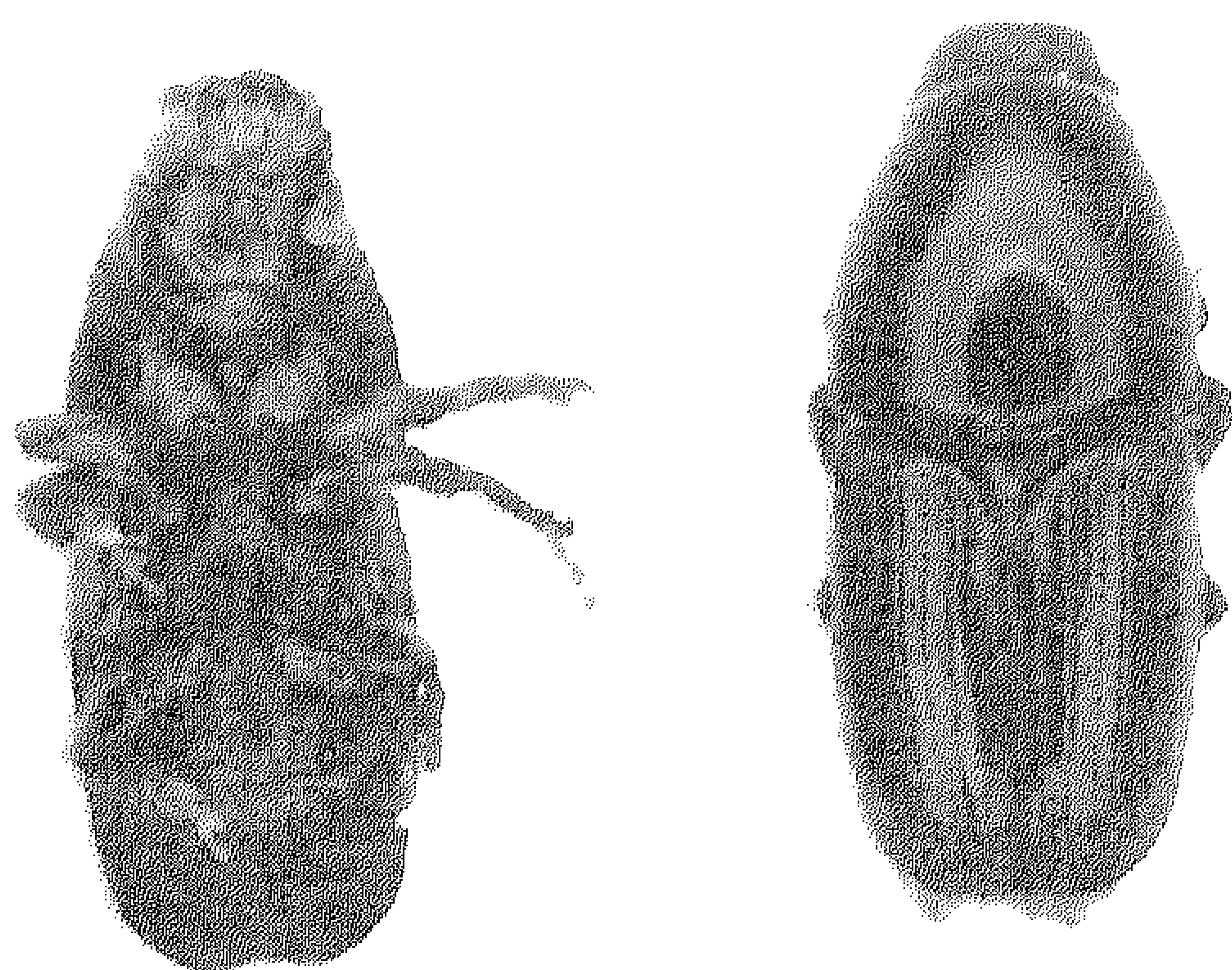
فطرية ؛ وكثير من الجراثيم كانت حية . وفى دراسة ؛ أخذ حذاء مسافر بالطائرة ونفض ما عليه وخطط على آجار مغذى ، فأنتج ٦٥ نوعا من الفطريات (Baker, 1966) .

وفى الحقيقة فإن جرثومة أى فطر يمكنها أن تنتقل بواسطة حيوان إذا التقطها الحيوان على جسمه أو التقمها بفمه . والأهمية النسبية لهذا الطراز من الانتشار تتوقف على المسافة التى يمضيها الحيوان ، حيوية الجراثيم تحت الظروف المحمولة فيها ، ومدى تعلق الفطر بالحيوان لنشره مقارنة بالانتشار بالهواء أو بالماء .

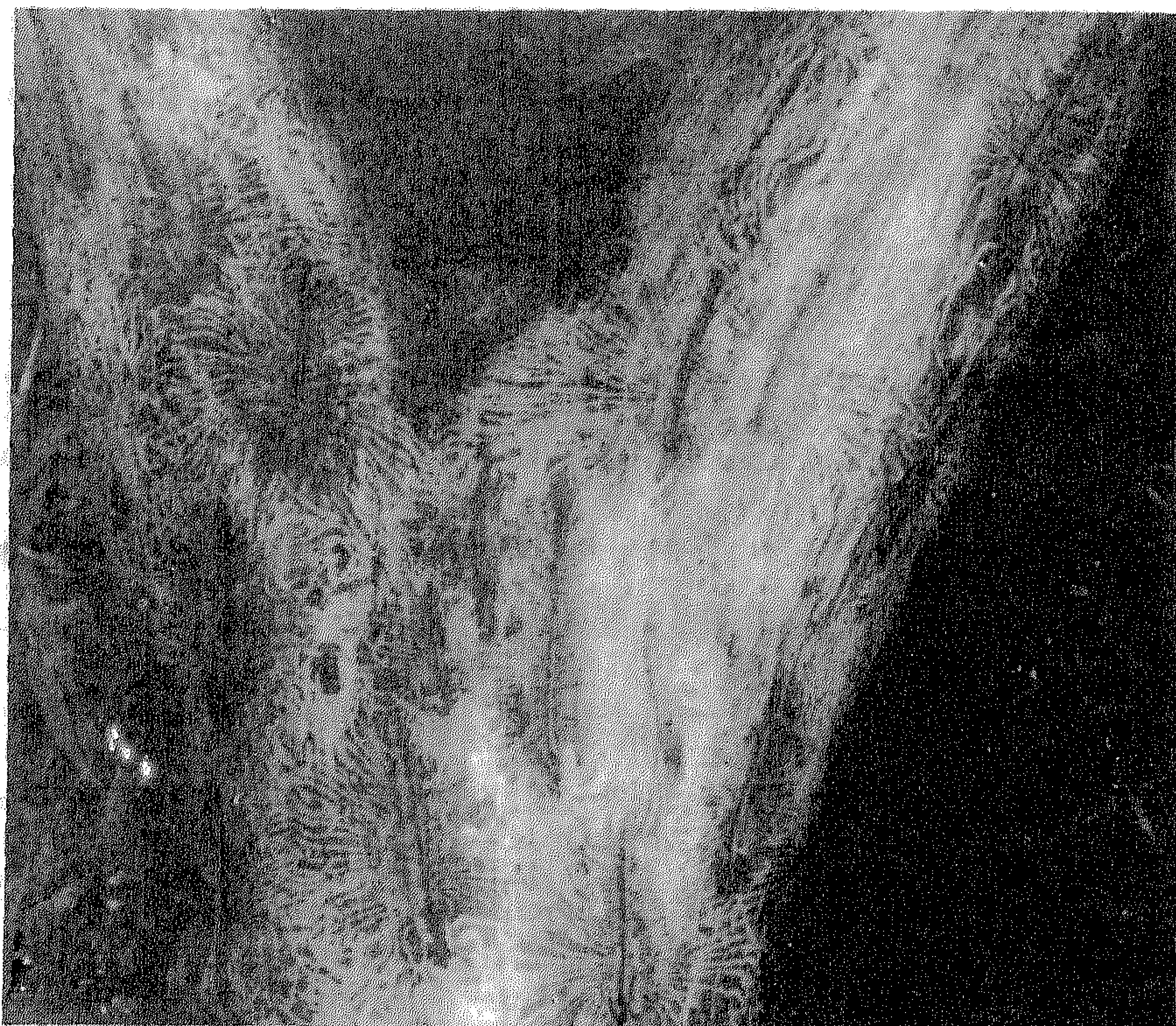
وتعتمد فطريات كثيرة على الانتشار كلية بواسطة الحيوانات وهى تستعمل عددا من الجيل لتؤكد انتقالها بالحيوانات . وهذا يزيد كفاءة الانتشار ويقلل فقد الجراثيم . وتشمل الأمثلة على ذلك ما يلى :

١ - **احتلال البيئة المناسبة Occupation of a mutual habitat** : إن خنافس القلف المتغذية على اللحاء من صنف سكوليتيدى Scolytidae تحفر أنفاقا للحضانة تحت القلف ، حيث تضع البيض وتنمو فيها اليرقات (شكل ٨٠) . والفطريات التى تتغذى على القلف مثل أنواع من جنس *Ceratocystis* (التى تسبب تلون الخشب باللون الأزرق) والخمائر تحتل أنفاق الحضانة هذه .وتتغذى خنافس القلف على نفس المادة النباتية التى تتغذى عليها الفطريات كما تتغذى أيضا على هذه الفطريات ؛ وبذلك فلا يمكن الهروب من أن تلتصق الجراثيم اللزجة لهذه الفطريات بسطح الخنافس . وتهاجر الخنافس إلى طبقة تحتية جديدة ، حاملة معها الجراثيم ، وتجهز نفقا جديدا حيث تتبعثر به الجراثيم أو تخرج مع البراز وتظل حية . ولا تؤدى هذه العملية إلى انتشار الفطر فقط ولكنها تؤدى أيضا إلى حقنة مباشرة فى الطبقة التحتية الملائمة . وهذا ما يقلل كثيرا

عامل الصدفة الموجود فى طيران الجراثيم عشوائيا . وتوجد حالات مشابهة كثيرة تظهر انتظام انتقال فطر ممرض للنبات بواسطة الحشرات . وكمثال لذلك نذكر انتقال جراثيم التفحم بواسطة الحشرات التى توجد فى التلقيح (الفصل الخامس - الجزء الأول) .



شكل (٨٠) : غرف الحضانة أسفل القلف فى شجرة دردار هولندى كونها الخنفس *Scolytus maltistriatus* .



٢ - الرائحة الجاذبة للحيوانات Odor attracting aminals : يوجد مثال خاص آخر فى القرون النتنة (الفالالات) التى تنتج رائحة رديئة من اللب الخصيب اللزج الذى يحوى الجراثيم البازيدية . والذباب (خاصة الذبابة المنزلية وذباب الزجاجة الخضراء) وكذلك القواقع تزور الثمار البازيدية ، تتغذى على السائل ذو الرائحة الرديئة ، ثم تغادر ، حاملة الجراثيم البازيدية على أجسامها من الخارج .

ويمكن أن توجد ظاهرة مماثلة فى فطريات الأصداء التى تنتج جراثيمها المذكرة ، الجراثيم البكنية ، فى الأوعية البكنية . وتطرد الأوعية البكنية للخارج سائلا سكريا ، والذى يجذب الذباب . يتغذى الذباب على السائل ، يجمع جراثيما بكنية ، وفى زيارته التالية لوعاء بكنى آخر ، يترك خلفه الجراثيم البكنية التى جمعها . وهذه هى الطريقة التى يحدث بها الاخصاب المتعامد فى الأصداء ، وقد اكتشفت الطبيعة الجنسية للأوعية البكنية فقط بعد أن لاحظ Craigie (1927) الزيارات المنتظمة للذباب ؛ وأصبح بذلك معدا لانجاز دراسات التلقيح الخلطى .

والفطريات التحت أرضية مثل جنس *Endogone* وأفراد من التيوبيرالات والفطريات البازيدية المعديَّة تنتج رائحة تجذب الحيوانات (خاصة القارضات) التى تحفر بحثا عن الثمار الجرثومية ، تستهلكها ، وفى النهاية تترك روثها المحتوى على الجراثيم . وجراثيم الفطر *Endogone* يمكن أن تظهر بانتظام بالقنوات الهضمية للقارضات التى تغذت على الثمار الجرثومية (Dowding, 1955) .

٣ - إطلاق الجراثيم على عشب صالح للتغذية Ejection of spores onto edible vegetation : إن فطريات الروث يجب أن تجد الروث كبيئة ملائمة

لتجرثمها ، ولهذا السبب ، فإن كلا من انتشارها ومراحل حياتها التالية تعتمد على وضع جراثيمها على عشب يكون طعاما ملائما لحيوان من آكلات العشب . وبفرض أن الجرثومة قد التهمت مع العشب الذى يحملها ، فإنها ستمر خلال القناة الهضمية حيث يتم تنشيطها ثم توضع مع الروث بعد ذلك حيث يمكنها النمو والتجرثم مرة أخرى .

وتشمل التكيفات التى تساعد على تأكيد إنطلاق الجراثيم على العشب الانتحاء الضوئى (نوقش مع جنس *Pilobolus* ولكنه يحدث أيضا فى الفطريات الأسكية *Dasyobolus immersus* ، *Saccobolus* spp. ، *Sordaria* spp. ، وميكانيكيات الاطلاق بقوة التى تلقى بالجسيم لمسافة بعيدة (كما رأينا فى فطريات الروث *Basidiobolus ranarum* ، *Sphaerobolus* spp. ، فطريات عش الطائر ، *Pilobolus* spp.) . وبالإضافة لما سبق ، فإن فطريات الروث غالبا ذات أجسام كبيرة (حافظة جرثومية كبيرة ، لب خصيب ، تخت ، أو أن جميع الجراثيم الأسكية الثمان تلتصق سويا بمادة لزجة) مما يجعل المسافة التى تلقى إليها تكون كبيرة نسبيا (تذكر أن $Kr^2 = d$) . وهذه الفطريات الأسكية التى تلقى جراثيمها لأبعد مسافات هى الأنواع الروثية والتى تلتصق فيها الجراثيم الأسكية مع بعضها (٢٥ سم فى القطر *Sordaria curvula* ، ٦٠ سم فى القطر *Dasyobolus immersus*) (Ingold, 1953) .

كمون الجراثيم : Spore Dormancy

قد تكون بعض الجراثيم ناضجة وقابلة للانبات فى الحال فور وضعها فى الظروف البيئة الملائمة . ومع ذلك ، فكثير من الجراثيم تدخل فى طور كمون يختلف فى طوله الذى تظل أثناءه غير نشطة ، ويحدث الانبات فقط عند كسر هذا الكمون . وتختلف أهمية الكمون للفطريات المختلفة كما تتحكم فيه عوامل مختلفة.

والكمون قد يكون داخليا بفعل التحكم الداخلى للجرثومة . وقد يكون هذا الكمون هو فترة راحة إجبارية والتى تكمل الجرثومة نضجها أثناءها ، أو قد يحدث فى الجراثيم الناضجة بالفعل .

وإذا وضعت الجراثيم فى ظروف بيئية غير ملائمة للانبات ونمو الثالوس ، فإن بعض الجراثيم تموت فى حين تدخل الأخرى فى كمون يحفظ الجرثومة لفترة حتى تتحسن الظروف البيئية وتمتد بحث يمكن للطور الخضرى أن يبقى . وهذا الطراز من السكون ذو طبيعة خارجية ويكون التحكم فيه لعوامل خارجية (Sussman, 1966 a, 1966 b; Sussman and Halvorson, 1966) .

الكمون الداخلى : Constitutive Dormancy

قد يكون الكمون الداخلى تحت تحكم مثبطات ذاتية أو أيض الجرثومة الداخلى .

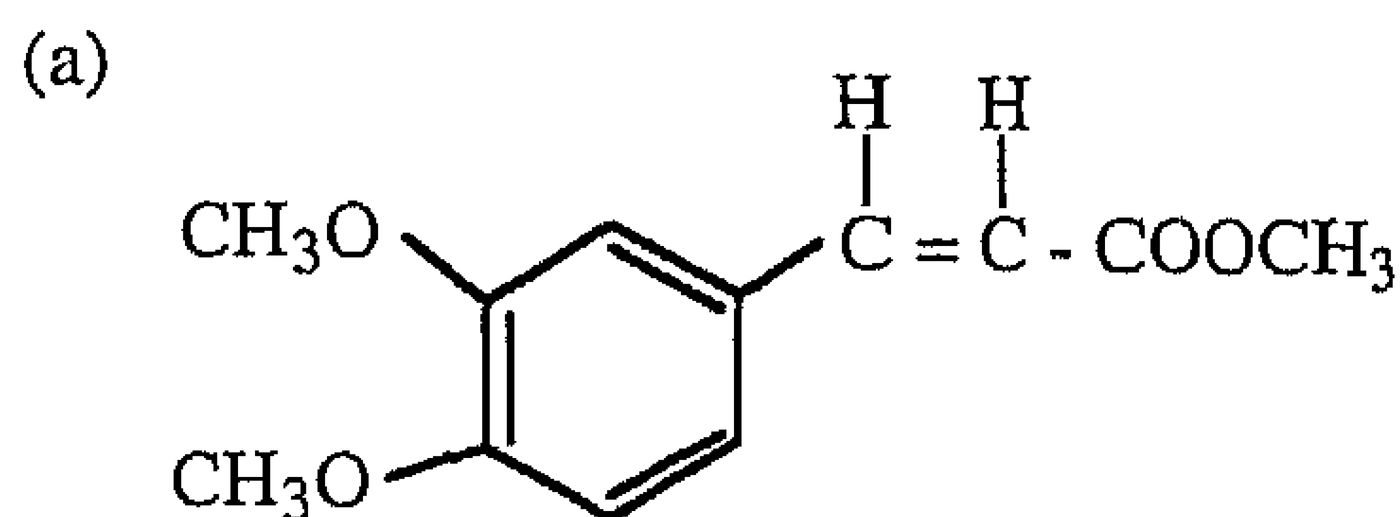
المثبطات الذاتية : Self-Inhibitors

يظهر دور المثبطات الذاتية كدافع للكمون عندما تفشل التركيزات العالية من الجراثيم فى الانبات ، فى حين يزداد معدل الانبات بتناقص تركيز الجراثيم . ومن الملاحظات الأولى لهذه الظاهرة ماوجده Edgerton (1910) الذى لاحظ أنه عند توفر أكثر من ١٢ – ١٥ جرثومة كونيدية للفطر *Colletotricum lindemuthianum* فى ١ مم٣ من البيئة ، فإن النسبة المئوية للانبات تقل . وفى بعض الحالات ، يعزى هذا التثبيط إلى تأثيرات مثبطات كيميائية متخصصة ، ولكن فى حالات أخرى ، قد يعزى هذا التثبيط ببساطة إلى عدم توفر الكميات الكافية من الأوكسيجين أو المواد الغذائية .

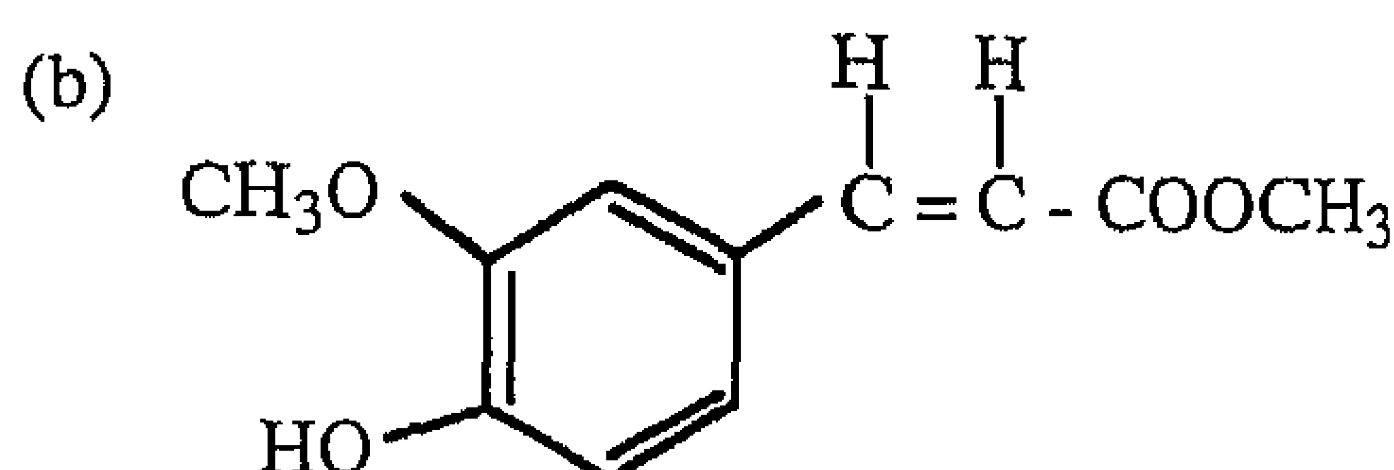
ورغم أن الطبيعة الكيميائية للمثبط أو المثبطات غير معروفة لأنواع فطرية عديدة ، فإننا نعلم أنه يوجد تباين كبير بين المثبطات المختلفة من حيث الطبيعة الكيميائية وطريقة العمل . فبعض المثبطات هى مركبات عطرية تتجمع بتركيزات عالية كنتيجة لظروف التزاحم . وتشمل المثبطات العطرية الايثانول والأسيتالدهيد ، اللذان يعتبران المثبطان العظيمان (Robinson *et al.*, 1968) . ومثبطات أخرى يمكن إزالتها من الجراثيم ببساطة بغسلها بالماء ، مما يفترض أن هذه المثبطات الخاصة هى جزيئات بسيطة توجد فوق أو قرب سطح الجراثيم.

وقد درست مثبطات إنبات الجراثيم اليوريدية فى بعض فطريات الأصداء دراسة مكثفة (Macko *et al.*, 1976) . وفى فطريات الأصداء ، يكون المثبط الموجود فى عديد من الأنواع هو ميثايل سيس – ٣ ، ٤ داى ميثوكسى سينامات ، فى حين ذلك المتكون بواسطة الفطر *Puccinia graminis* هو ميثيل سيس – فيريولات (شكل ٨١) . ويحتمل أن هذه المثبطات تقع إما فوق أو مباشرة أسفل سطح الجرثومة اليوريدية ويمكن استخلاصها بالسماح للجراثيم اليوريدية بالطفو فى الماء . ويظهر الفعل التثبيطى ضد نشأة ونمو أنبوبة الانبات قبل ظهورها من الجرثومة ، ولكن لا يظهر أى تثبيط بعد خروج أنبوبة الانبات من الجرثومة . ويحول مركب ميثيل سيس – فيريولات دون هضم مادة الجدار فى مساحة الثقب الذى تبرز منه أنبوبة الانبات طبيعيا عند الانبات . وتأثيرات هذا المثبط عكسية ، وبإزالته ، فإن هضم الجدار لتكوين الثقب يتم .

وإذا كان أحد المثبطات مسئولا عن الكمون ، فإنه يجب توفر ميكانيكية تنشيط ذاتى لتعادل فعل المثبط وتسمح بالانبات . ورغم أن أ طبيعة ميكانيكية التنشيط الذاتى غير معروفة ، فإنه يفترض أنها تعمل عن طريق منافسه مباشرة مع المثبط أو بالتداخل مع الناتج أو تؤدى إلى تحرر المثبط (Sussman and Halvorson, 1966) .



شكل (٨١) : (a) ميثيل سيس – ٣ ، ٤ – داى ميثوكسى سينامات ؛ (b) ميثيل سيس – فيريولات .



وقد تعطى المثبطات الذاتية أفضلية بيئية للجراثيم التى تملك هذه الميكانيكية ، حيث أنها تمنع إنبات الجراثيم داخل الثمرة الجرثومية . وهذا الأمر هام لأن الجرثومة غير النابتة يمكن أن تنتشر بكفاءة ، بعكس الجرثومة النابتة ، وهى أيضا أكثر مقاومة للظروف البيئية غير الملائمة (Cochran, 1958) . وإضافة لذلك ، فإن انبات الجراثيم يتوقف عندما يكون تركيزها عاليا جدا لدرجة أن أعدادا كبيرة من الميسليوم سوف تتنافس على الغذاء المحدود المتاح وبالتالى ستواجه مجاعة ولا شك .

التحكم الأيضى : Metabolic Control

قد ينتهى كمون بعض الجراثيم ويبدأ الانبات (ينشط) بنهايات محددة أو بإضافة مواد غذائية ليست مطلوبة للنمو الخضرى إذا ما حدث الانبات . وتخدم هذه المنشطات «كالزناد» الذى يحور أيض الجرثومة لمثل هذا الطريق الذى يؤدى إلى حدوث الانبات . ومعظم معلوماتنا عن التحكم الأيضى فى السكون نبعت من فكرة الزناد الذى يمكن أن ينشط الجراثيم (Sussman and Halvorson, 1966) .

ويمكن أن تتضمن المنشطات أى عامل بيئى إما فيزيائى أو كيميائى مثل درجة الحرارة ، الإضاءة ، الرطوبة ، تركيب الطبقة التحتية أو أى توافقات بينها . وتشمل أمثلة معاملات التنشيط ما يلى :

١ - تعريض الجراثيم للحرارة العالية Exposure of spores to high heat :

تعتبر الحاجة لتعريض الجراثيم لحرارة عالية شائعة بين الفطريات الأسكية المترممة بصفة خاصة . فمثلا ، الجراثيم الأسكية لأنواع جنس *Neurospora* تتطلب التعريض لدرجات حرارة ٥٠ – ٦٠°م لمدة ٢٠ دقيقة لكى تنبت . كما تشترك الكثير من فطريات الروث فى الحاجة للتعريض للتسخين لتنشيط الجراثيم . ويمكن أن يتم التنشيط الحرارى لفطريات الروث أثناء مزور الجراثيم خلال القناة الهضمية وبواسطة الحرارة العالية المتولدة بالنشاط الميكروبى فى الروث المتروك . ويمكن أن تظهر تأثيرات الحرارة على الجراثيم فى صورة تأثيرها على البروتينات ، التى تتحلل ، وأيضا على الدهون فى الأغشية الخلوية ، التى تؤدى إلى تغيير بعض الصفات مثل النفاذية . وطريقة انتقال مثل هذه التغيرات إلى التنشيط الفعلى لانبات الجراثيم غير معروفة . وأحد الافتراضات تقول أن تحلل الانزيم المثبط قد يزيل تثبيطه ، سامحا بحدوث الانبات (Sussman, 1967) .

٢ -التعريض لدرجات الحرارة المنخفضة Exposure to cold temperature :

إن غالبية الفطريات التى تستحث جراثيمها للانبات بالتعريض لدرجات الحرارة المنخفضة هى الفطريات البازيدية وخاصة الطفيليات النباتية مثل التفحمات التابعة لجنس *Tilletia* . فجراثيم هذا الجنس يجب أن تتعرض لدرجات حرارة منخفضة جدا (٥ – ١٠°م) لفترة زمنية غير محددة لكى تنبت . ويتناسب الاحتياج

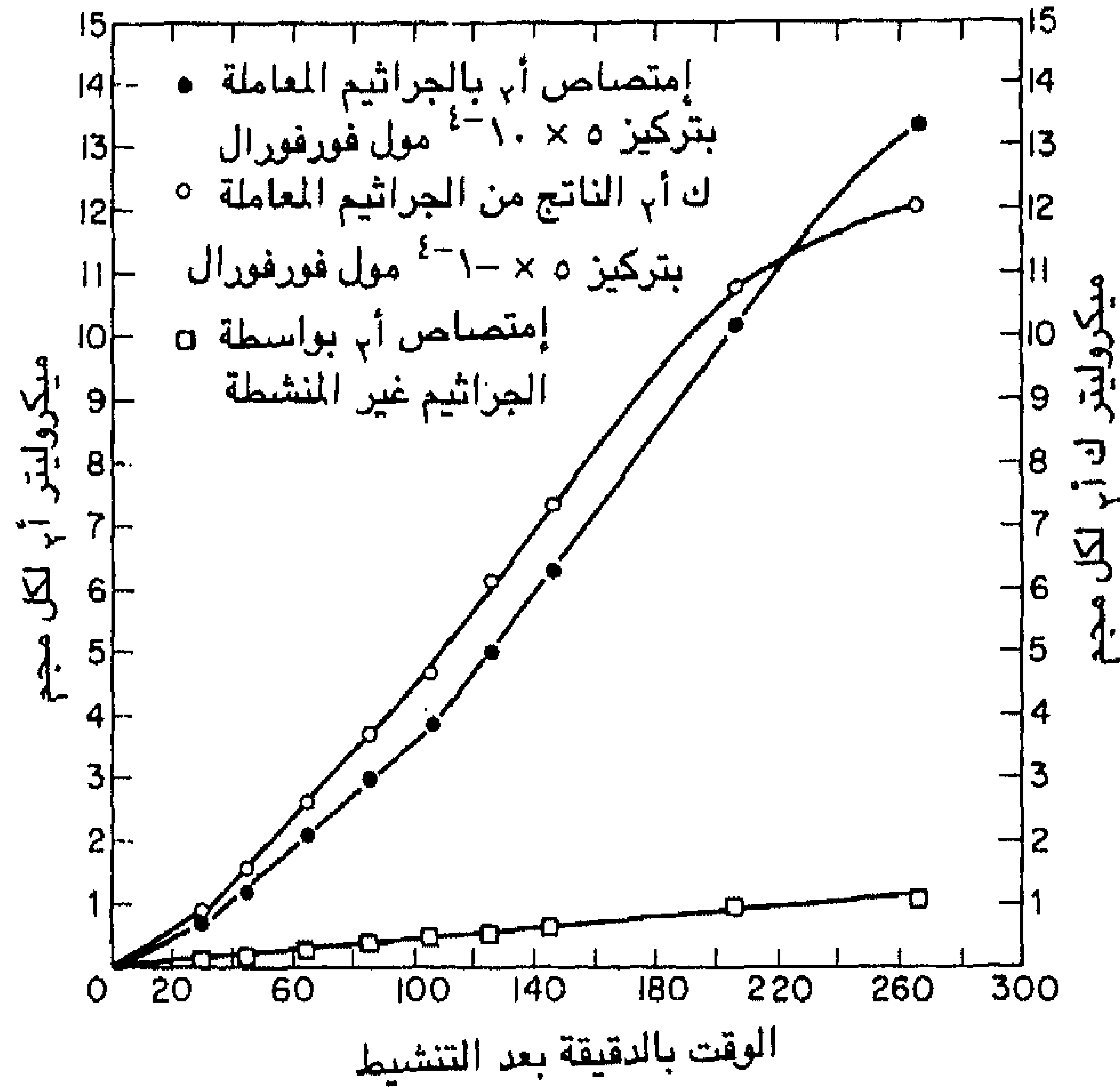
لدرجات الحرارة المنخفضة والتوقيت ، حيث تبقى جراثيم الطفيل كامنة عبر الشتاء وتنبت فقط عندما تجدا عوائلها نموها .

٣ - **الضوء Light** : تنشط بعض الجراثيم بواسطة الضوء ، ومعظمها طفيليات نباتية . وتعتبر أنواع الأصداء والتفحمات عددا كبيرا من الطفيليات ؛ ومع ذلك ؛ فليست جميع أنواع الأصداء والتفحمات تحتاج التعريض للضوء لكى تنبت ، بل تحتاج مراحل جرثومية معينة للضوء (فمثلا تحتاج الجراثيم اليوريدية للفطر *Cronartium ribicola* للضوء فى حين لا تحتاجه الجراثيم التيليتية) . وكما هو الحال فى التنشيط بالتبريد ، فإن الاحتياج للتعرض للضوء لكى تنبت الجراثيم قد يرتبط بنشاط كل من الطفيل والعائل .

٤ - **المواد الكيميائية Chemicals** : تحت ظروف المعمل ، يمكن أن يستحث إنبات الجراثيم بإضافة مواد كيميائية مختلفة ، متضمنة الأيونات غير العضوية ، المذيبات (كحولات ، إيثرات ، كلوروفورم ، أسيتون ، فورانات ، بيرولات ، والثيوفينات) ، الاسترات الأليفاتية ، الأحماض الأمينية ، الكربوهيدرات ، الليبيدات ، والفيتامينات (شكل ٨٢) . والجراثيم غالبا ليست متخصصة لمادة كيميائية واحدة ، ومختلف المواد الكيميائية أو توافقاتها سويا قد يكون فعالا .

ولا يستبعد أن تستحث الجراثيم للانبات بإضافة مستخلصات المواد الطبيعية ، وغالبا ما تكون من نفس البيئة التى يوجد عليها الكائن فى الطبيعة . فمثلا ، جراثيم فطريات الروث يمكن أن تستحث على الانبات بوضعها فى وسط يحتوى على الروث أو مكونات الروث ؛ وجراثيم الفطريات الرمية التى تعيش على الخشب أو الأوراق فى الطبيعة يمكن أن تستحث على الانبات فى وجود مستخلص الخشب أو الأوراق ؛ وجراثيم طفيليات نباتية عديدة تستحث على

الانبات فى وجود مستخلصات عوائلها النباتية ؛ وأخيرا جراثيم فطريات التربة المترممة يمكن أن تستحث بإضافة مستخلص التربة للبيئة . والمرور خلال القناة الهضمية لحيوان ما قد يكون مطلوبا لكسر الكمون فى جراثيم بعض الفطريات ؛ فمثلا كونيديات الفطر *Basidiobolus ranarum* لا تنبت إلا إذا إلتهمها برص أو سحلية . وقد تحتاج جراثيم بعض الفطريات وجود كائن آخر لكى تنبت ؛ فعلى سبيل المثال ، تنبت الجراثيم البازيدية لكثير من الكرات النافخة فقط فى وجود خميرة مثل *Rhodotorula* (Fries, 1966) .



شكل (٨٢) : التغيرات التنفسية المستحدثة بعد تنشيط الجراثيم الأسكية للفطر *Neurospora crassa* بواسطة الفورفورال .

ويفترض أن يعزى الاستحثاث بواسطة مستخلصات المواد الطبيعية إلى وجود المواد الغذائية اللازمة أو نواتج الأيض الموجودة فى هذه المواد . والإنبات

كاستجابة لوجود المواد الغذائية المطلوبة يؤكد أن جراثيم الفطر ستنبت فى البيئة التى ستدعم بعد ذلك النمو الخضرى .

ميكانيكيات التحكم الأيضى : Mechanisms of Metabolic control

تظهر الجراثيم المنشطة غالبا زيادة مفاجئة فى معدل التنفس والتغيرات الفسيولوجية الأخرى قبل أن تأخذ التغيرات المورفولوجية وضعها . وهذه التغيرات ، بالاشتراك مع الميكانيكيات المنشطة ، تدل على أن عمليات أيضية معقدة داخل الجرثومة هى المسئولة عن «توقيت» إنبات الجرثومة . وفشل الجرثومة فى أن تنتبت قد يكون بفعل توقف فى الأيض فى نقطة ما أو بسبب عجز متخصص داخل الجرثومة والذى يمكن التغلب عليه بواسطة منشط خاص . وبصفة عامة ، فليست ميكانيكية التحكم الأيضى فى الكمون ولا قابلية المنشطات لاستحداث الانبات مفهومتين .

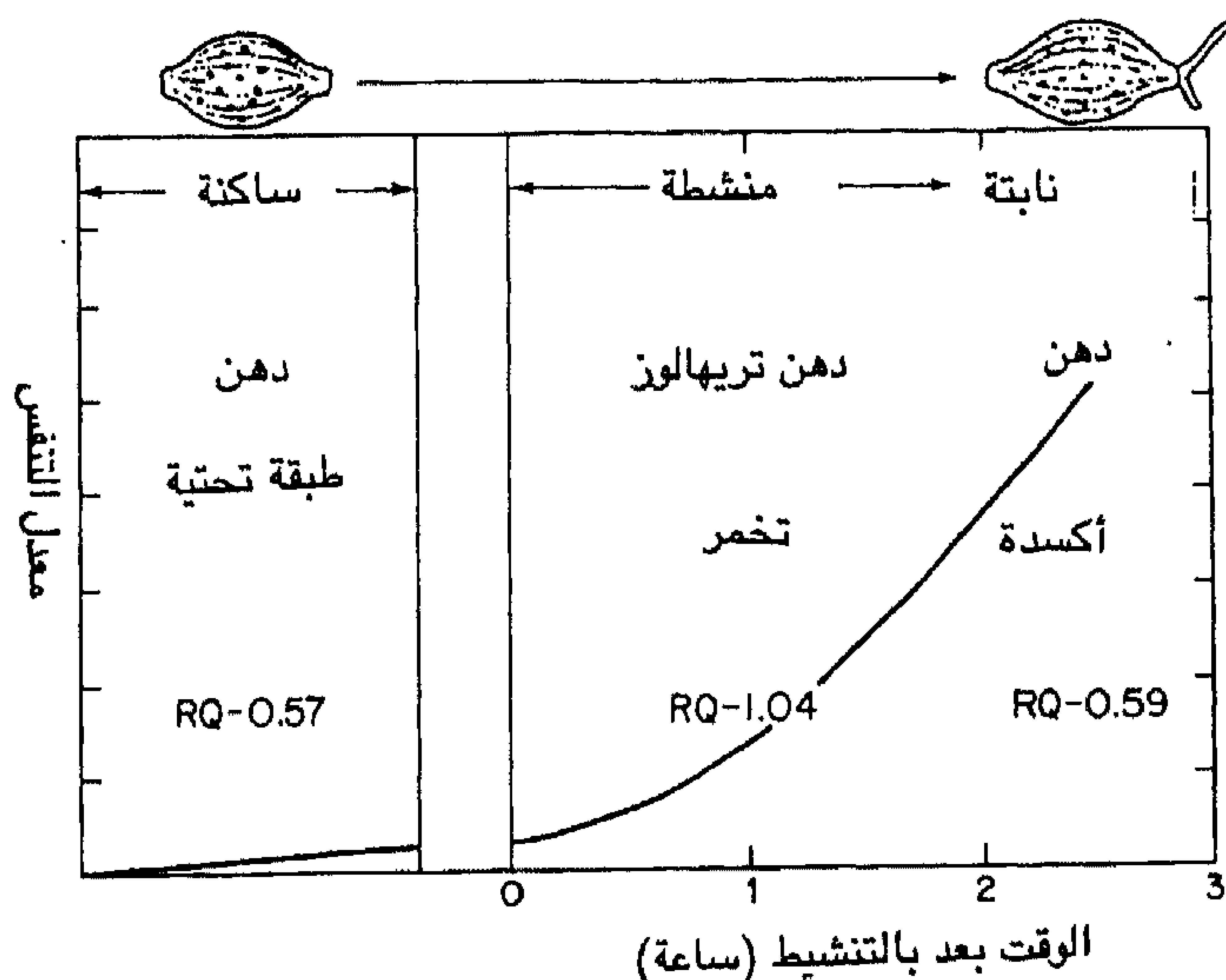
وقد درست ميكانيكية التحكم الأيضى فى الكمون على الفطر *Fusarium solani phaseoli* . وجراثيم هذا الكائن تحتاج إلى مصادر خارجية من الكربون والنيتروجين ومستخلص الخميرة لكى تنبت . وسواء كحول الايثايل أو الأسيتون يمكن أن يحل محل مستخلص الخميرة فى عملية التنشيط (J.C. Cochrane *et al.*, 1963) . يقلل كحول الايثايل التنفس الداخلى ويزيد معدل أكسدة الجلوكوز . وفى اقتراح عن دور كحول الايثايل هو أن انبات الجراثيم يتحدد بتوفر الأحماض الأمينية (والتى ستحل جزئيا محل الحاجة لمستخلص الخميرة) وأن تخليق الأحماض الأمينية يمكن أن يعتمد على إضافة أسيتالدهيد نشط والذى يتخلق من كحول الايثايل . ولا يمكن للخلات أن تحل محل كحول الايثايل كمنشط ، رغم أن التحول الغذائى لكحول الايثايل والخلات فى الخميرة والفطريات يعتقد عادة أنهما يمران بنفس المسارات النهائية (V.W. Cochrane, *et al.*, 1963) .

إنبات الجراثيم : Spore Germination

إن السلسلة غير العكسية من الأحداث التى تحول الجرثومة ذاتية المحتويات (أحيانا ساكنة) إلى صورتها الخضرية هى الانبات . وتشمل هذه التغيرات كل من الحالات المورفولوجية والفسيولوجية . ويتميز إنبات الجرثومة عادة بانتفاخ الجرثومة وعدد من التغيرات الخلوية . وهى تشمل الانتفاخ ثم انقسام النواه ، وزيادة كمية الشبكة الأندوبلازمية وعدد الريبوسومات والميتوكوندريات ، واختفاء الأجسام الدهنية ، وأحيانا تكوّن الفجوة العصارية . وإذا كانت الجرثومة ستنمو إلى ميسليوم (وليس إلى جراثيم هدبية) ، ستكون أنبوبة إنبات أو أكثر . وتظهر أنبوبة الانبات من أى نقطة على سطح الجرثومة أو من ثقب سابق التحديد ، يتميز مبدئيا برقة الجدار . وأول ما يشاهد غالبا عند تكوين أنبوبة الانبات هو تشقق الجدار الخارجى للجرثومة ثم تبرز من خلاله أنبوبة الانبات كحلمة . ويظهر جدار أنبوبة الإنبات عادة كاستمرارية للجدار الداخلى للجرثومة (إذا وجد جدار داخلى) ، والذى يكون عادة قابلا للتمدد ويزداد فى الحجم عن طريق تخليق مواد جدار إضافية . يأتى بعد ذلك هجرة النواه والعضيات الخلوية الأخرى إلى داخل أنبوبة الانبات ، ثم تنمو أنبوبة الانبات عن طريق التمدد القمى لتعطى الميسليوم .

وتحدث تغيرات فسيولوجية عديدة أثناء الانبات ، ويلاحظ زيادة عامة فى معدل الأيض الذى يحول الجرثومة الساكنة ذات معدل الأيض المنخفض إلى حالة خضرية نامية ونشطة . وقد تشمل هذه التغيرات تخليق الجزيئات الكبيرة (مثل DNA ، RNA ، البروتين ، الكربوهيدرات ، والدهون) ؛ وافراز نواتج أيضية ، أنزيمات ، فيتامينات ؛ وزيادة فى الوزن الجاف والحجم ، وامتصاص الماء ؛ وتنشيط الأجهزة الأنزيمية . وأكثر التغيرات ملاحظة ، على أى حال ، هو ذلك

الذى يحدث فى التنفس . فالجرثومة الساكنة تتميز بأنها تتنفس بمعدل منخفض ، مستخدمة مسار إمدن مايرهون (EM) فى أغلب الأحوال . وعندما يبدأ الانبات ، تلاحظ زيادة كبيرة فى معدل التنفس تتميز بواسطة الزيادة فى أخذ الأكسيجين وطرد ثانى أكسيد الكربون والتحول من التنفس اللاهوائى إلى التنفس الهوائى المميز للميسليومات الفطرية (شكلى ٨٢ ، ٨٣) . وعن الفطر *Neurospora tetrasperma* ، فإن معدل التنفس يزيد من ٢٠ - ٣٠ ضعف أثناء الانبات (Sussman, 1953) . وتحتاج بعض الجراثيم لمصدر خارجى من الكربون أو النيتروجين أثناء الانبات ، فى حين لا يحتاج البعض الآخر إلى مصادر غذائية خارجية ولكنها تستهلك موادها المخزونة (مثل الدهون ، الكربوهيدرات ، أو البروتين) كطبقة تحتية للتنفس .



شكل (٨٣) : التغيرات الأيضية التى تحدث أثناء إنبات الجراثيم الأسكية لجنس *Neurospora* . تستهلك الليبيدات كمصدر طاقة داخلية تدعم التنفس التخمرى أثناء الكمون . يصاحب النشاط قابلية إنزيم التريهليز لتحليل السكر ، تريهالوز ، والذى يخدم سويا مع الدهون كطبقة تحتية للتنفس . كما

الفصل الخامس

الفطريات كمترممات
Fungi as Saprophytes

مثل المترممات الأخرى ، تعتبر الفطريات الرمية كائنات مسببة للتحلل وتتغذى على المواد العضوية غير الحية . فالطبقة التحتية ، أو مصدر الغذاء ، يمكن أن يكون أجسام الحيوانات أو النباتات الميتة ؛ أى أجزاء منفصلة من النبات أو الحيوان مثل الأوراق ، الأفرع الساقطة ، أو الشعر ، نواتج النفايات من مصادر نباتية أو حيوانية ؛ بعض المركبات المخلقة ؛ وأى نواتج سائلة تنضح مما سبق . والمركبات العضوية التى تكون الطبقة التحتية هى المواد الفعلية المستخدمة كمصدر للغذاء ، وبالتحلل الفردى لهذه المركبات تتكسر الكتلة الكبيرة ، أى تتحلل . وهذه المركبات العضوية هى عديدات التسكر ، الأحماض العضوية ، اللجنينات ، البروتينات ، والأحماض النووية والتى تميز الحياه . ويستطيع أى نوع من الكائنات الدقيقة تحليل مركبات معينة فقط من البقايا النباتية أو الحيوانية ، ونحتاج إلى عدد من أنواع الكائنات الدقيقة المختلفة حتى يتم التحلل الكامل للطبقة التحتية . وتشترك الفطريات ، البكتيريا ، الأكتينوميسيتات ، والبروتو زوا غالبا فى تحليل طبقة تحتية واحدة ، وتختلف الأهمية النسبية لكل منها بحسب الظروف السائدة .

وفيما يتعلق بالكائن الدقيق ، فإن عملية التحليل ببساطة هى وسيلة لحصوله على الغذاء بواسطة الهضم . وتفرز البكتيريا ، الأكتينوميسيتات ، والفطريات إنزيمات هاضمة فى الوسط والتى تكسر جزئ معين إلى مكوناته الأبسط ، جاعلة إياه يتحول إلى محلول . وبذلك تدخل المواد الغذائية فى المسارات الأيضية ، مثل تلك التى ذكرت فى الفصل الثانى . ورغم أن بعض المركبات تتكسر إلى ثانى أكسيد الكربون التنفسى أو تنطلق كناتجات أيض ، فإن كثيرا من الطبقة التحتية تشترك فى تكوين بروتوبلازم المترمم المسبب للتحلل ولن تتحلل إلا بعد موت الكائن الدقيق نفسه فتقوم كائنات دقيقة أخرى بتحليلها .

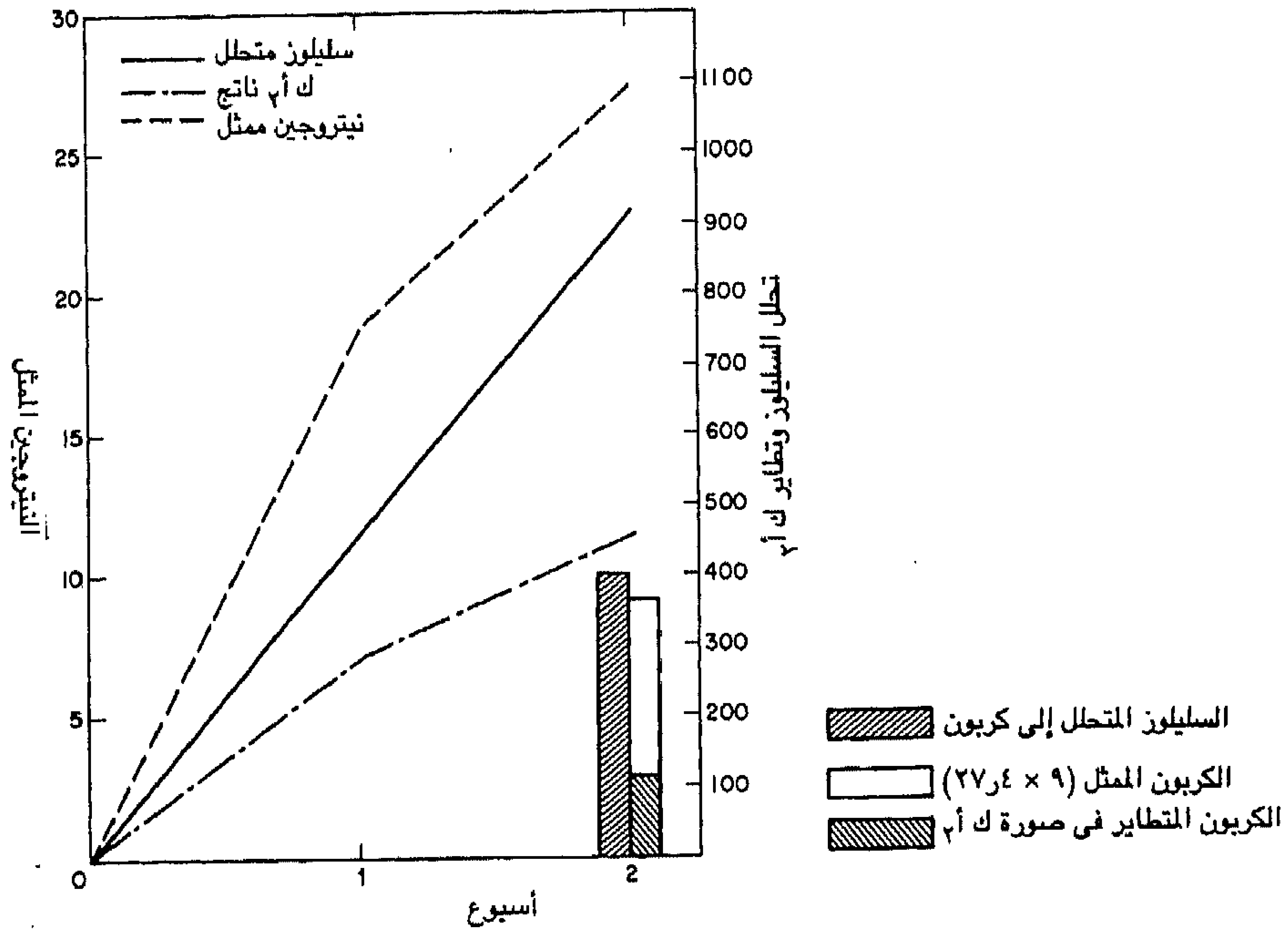
ويكتمل التحلل عندما تعود المواد العضوية إلى البيئة فى صورتها غير العضوية أو المعدنية . فعن الكربون ، تكون هذه الصورة هى ثانى أكسيد الكربون ؛ وعن النيتروجين ، فهى الأمونيا ؛ وعن الفوسفور ، فيكون فى صورة فوسفات .

التحلل : Decomposition

طرق دراسة التحلل : Methods for Study of Decomposition

عند دراسة أنشطة الفطريات المترممة ، يحتاج الشخص عادة لمعرفة المعدلات التى تحللت إليها طبقة تحتية ما ، وكيف تتأثر هذه المعدلات بالظروف البيئية أو الغذائية ، ومستوى تخلل المركبات الكيميائية المختلفة الموجودة فى الطبقة التحتية . ويمكن أن يحسب معدل اختفاء الطبقة التحتية بتقدير الفقد فى وزنها الكلى ، ولكن هذه الطريقة لا تشير إلى أى مادة تم تخليقها فى جسم الكائن الدقيق أو أى مادة كيميائية تم تحليلها فى الطبقة التحتية . وعلى العكس من ذلك ، فإن التحليل لدراسة المواد الأيضية أو المفقودة أثناء عملية التحلل يمكن أن

يكون أكثر فائدة . فعلى سبيل المثال ، يمكن قياس معدل خروج ثانى أكسيد الكربون كدليل لتحلل الكربوهيدرات (شكل ٨٤) ، فى حين يدل تطاير الأمونيا فى نفس الوقت على مدى تحلل المواد النيتروجينية . وقياس نواتج الأيض ، مثل قياس الفقد الكلى فى الوزن ، لا يدل على مدى تحلل مركب بعينه . ويمكن أن نصل لذلك بتقدير التركيب الكيميائى لطبقة تحتية قبل بدء التحلل ثم نقارن التركيب الأصلى هذا مع التغير فى التركيب الكيميائى على فترات أثناء عملية التحلل .



شكل (٨٤) : العلاقة بين تحلل السليلوز بواسطة الكائنات الدقيقة وتمثيل النيتروجين أو تحوله إلى بروتوبلازم فى الكائن الدقيق .

عملية التحلل : The Composition Process

تهاجم مكونات الطبقة التحتية بمعدلات مختلفة . فالسكريات الذائبة والأحماض الأمينية تمتص مباشرة وتمثل داخل الكائن الدقيق وهى بذلك تكون من أول المركبات التى تختفى . والكربوهيدرات البسيطة (السكريات ، النشا ، الهيميسليلوزات .... الخ) وبعض البروتينات تتحلل بسرعة بواسطة عدد كبير من الكائنات الدقيقة . أما السليلوز ، الدهون ، والزيوت فهى تتحلل ببطء وعادة بواسطة كائنات دقيقة متخصصة ؛ واللجنينات ، والشموع ، والتانينات هى أكثر المواد مقاومة للتحلل وتهاجمها أنواع فطرية قليلة جدا نسبيا . فقد يتطلب الأمر سنوات لتحلل بعض الأوراق أو السوق ؛ والورقة الابرية فى الصنوبر تستمر فى التحلل لمدة ٨ – ٩ سنوات حتى يصبح التعرف عليها أمرا صعبا (Kendrick, 1959) .

ويستمر الحد الأقصى للتحلل ساريا فقط طالما هناك امدادات من المركبات النيتروجينية والكربونية والمواد الغذائية الضرورية الأخرى (خاصة الفوسفور) والتى توجد فى الطبقة التحتية أو التربة . ونسبة الكربون إلى النيتروجين تعتبر هامة بصفة خاصة ، حيث أنها مبدئيا تحدد كمية النمو الميكروبى الذى يمكن أن يحدث ، وبذلك ، تحدد بصورة غير مباشرة كمية التحلل الذى يمكن أن يحدث (شكل ٨٤) .

وتحتاج الكائنات الحية الدقيقة للنيتروجين لتخليق البروتوبلازم ، وعند غياب الكمية المناسبة من النيتروجين ، سيضعف معدل تحليل الفطريات للكربوهيدرات المتاحة . وإذا كانت إمدادات النيتروجين زائدة عن الكمية المطلوبة لتخليق البروتين

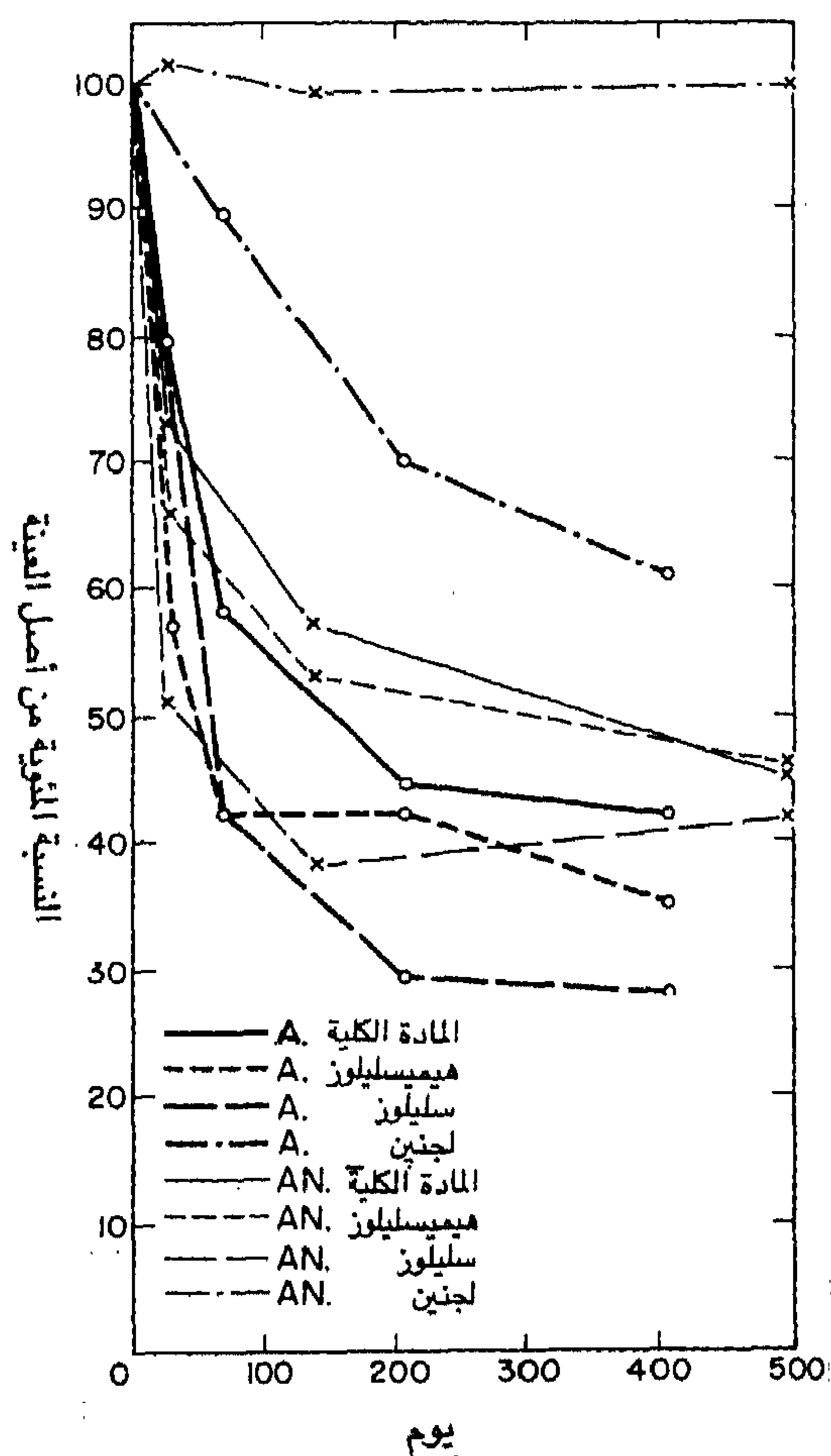
(عموما ، أكثر من ٥ر١ - ٧ر١ ٪ من الطبقة التحتية) ، فإن الزيادة ستتحرر فى صورة أمونيا . وإذا كانت إمدادات الكربون (وبالتالى مصدر الطاقة) غير كافية ، فإن كثيرا جدا من النيتروجين الكلى (٥٠ - ٨٠ ٪) ستتحرر فى صورة أمونيا . وتحت الظروف الملائمة ، ستقوم الفطريات بالتمثيل الغذائى المتوسط ٣٠ - ٤٠ ٪ من كربون الطبقة التحتية الذى تحلل بالفعل (Waksman, 1952) .

والنباتات الخضراء الصغيرة أو مخلفات الحيوانات العالية المحتوى النيتروجينى والفوسفورى سيدخلان فى عملية تحلل سريع ويكتمل تحللها تقريبا دون إضافة مواد غذائية . وبالمقارنة ، فإن المركبات قليلة المحتوى النيتروجينى (مثل القش ، جذور الذرة ، ومخلفات الغابات) تتحلل ببطء وبصورة غير كاملة ، وربما تترك ٥٠ - ٦٠ ٪ من وزنها الأصلى بعد مضى ٣ - ١٠ أشهر من التحلل (شكل ٨٥) (Waksman, 1952) . ويضيف المزارعون عادة أسمدة نيتروجينية وفوسفاتية إلى التربة لزيادة معدل تحلل بقايا النباتات الليفية أو الخشبية المتكونة أساسا من السليلوز أو اللجنين ، مثل قش القمح أو جذور الذرة .

طريقة التحلل : Course of Decomposition

من الصعب غالبا تقدير الخطوات الكيميائية المتضمنة فى التحليل فى الطبيعة ، حيث أن الطبقة التحتية توجد كخليط معقد من المركبات كما أن الظروف البيئية متغيرة . ومن الصعب توفير ظروف مطابقة فى المعمل ، ولكن الوضع القريب يمكن أن يجرى باستهلاك وسط غذائى يحتوى على مركبات نقية وتلقيحها بمزرعة نقية أو خليط من مزارع الكائنات الدقيقة . وبالاضافة ، يجب دراسة النظم الانزيمية . والمعلومات المتحصل عليها من هذه الطريقة تكافئ عموما تلك الموجودة فى الفصل الأول ولكنها ليست بالضرورة ممثلة للأنشطة

الفطرية فى التربة . فقد يكون فطر ما قادرا على هدم مادة ما (سليلوز مثلا) فى المزرعة ، ولكن هذا لا يشير إلى أن الفطر يستطيع بناء نفسه ويتغذى على هذا المركب المعقد فى الطبيعة تحت ظروف المنافسة المكثفة . كما أن المسار الكيميائى للتحلل أيضا يمكن أن يتحور طبقا للكائن المشترك فى العملية والظروف البيئية السائدة .

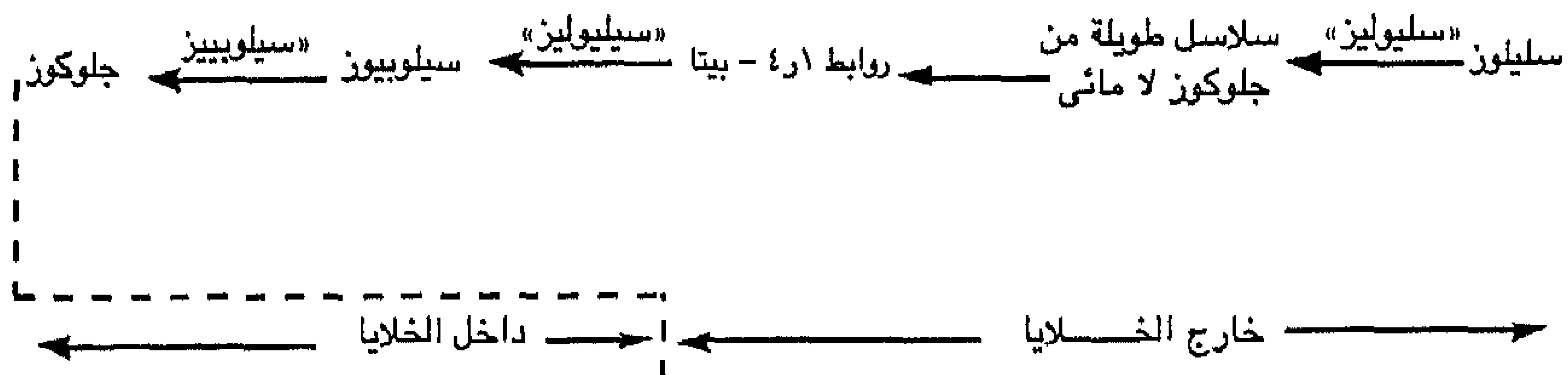


شكل (٨٥) : معدل تحلل نبات برسيم حجازى . A تشير إلى الهوائى ، AN تشير إلى اللاهوائى .

وبرغم أن بعض الفطريات على الأقل يمكنها هدم معظم الطبقات التحتية فى الطبيعة ، فإن الفطريات بصفة خاصة تعتبر نشيطة فى تحليل السليلوز ، الهيميسليلوز ، واللجنينات .

تحلل السليلوز : Cellulose Decomposition : يوجد السليلوز (عديد الجلوكوز) بصورة واسعة فى الطبيعة فى جدر الخلايا النباتية . والاكتينوميسيتات ، البكتريا ، الفطريات ، البروتوزوا ، وبعض الحشرات هى محللات للسليلوز ولكن من بينها جميعا تعتبر الفطريات نشيطة بصفة خاصة فى تحليل السليلوز . وتشمل الفطريات المحللة للسليلوز أفرادا من الفطريات الأسكية ، البازيدية ، والديتيرية وكذلك بعض الكيتريدات التى يمكن اصطيادها باستخدام ورقة ترشيح كطعم . وتعتبر بعض أفراد الفطريات البازيدية الكلية هى الأكثر نشاطا فى تحليل السليوز ، كما أن غالبية أفراد هذه المجموعة يمكنها تحليل السليلوز .

وأول إنزيمات تشترك فى تحليل السليلوز هى السليوليزات . وتوجد انزيمات السليوليزات كمعقد ، والتوافق الخاص بهذه الأنزيمات قد يختلف من كائن إلى آخر ويجزأ السليلوز أولا إلى سلاسل طويلة ، مستقيمة ثم بعد ذلك إلى وحدات ثنائية التسكر (سيلوبيوز) بواسطة إنزيمات فى معقد السليوليز . ثم يتحلل السيللوبيوز بعد ذلك مائيا إلى الجلوكوز بإنزيم السيلوبييز . والهيكل العام للتحلل يكون كما يلى :



ويتوقف تحلل الجلوكوز على طبيعة الكائنات الموجودة والظروف البيئية المتاحة ، والتى قد تلائم نمو مجموعة من الكائنات أكثر من غيرها كما تحدد أيضا سرعة التحلل . ومن بين الظروف البيئية ، يعتبر الامداد بالأكسجين هام بصفة خاصة . فإذا توفرت الظروف الهوائية ، فإن الجلوكوز يتحول إلى أحماض عضوية أو ثانى أكسيد الكربون والماء بواسطة الفطريات الخيطية . وبالعكس ، إذا سادت الظروف اللاهوائية ، فإن الخمائر والبكتريا تنتج نواتج تخمر نهائية من التنفس .

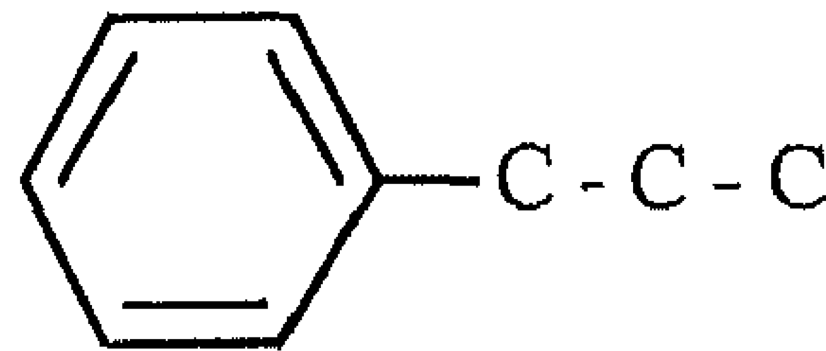
تحلل الهيميسليلوز : Hemicellulose Decomposition : يوجد الهيميسليولوز بغزارة فى جدر النبات منتشرا بين السليلوز واللجنين . وهو يعتبر أكثر المركبات تواجدا فى الخلية بعد السليلوز .

والهيميسليلوزات مجموعة متباينة من عديدات التسكر ، وتنتج بعد التحليل المائى الهكسوزات ، البنتوزات ، وأحماض يورونيك كثيرة . ويتضمن تحليل الهيميسليلوزات التحليل المائى للمعقد إلى وحدات أصغر بواسطة إنزيمات متخصصة . وتعتمد الانزيمات الفعلية المشتركة وكذلك الخطوات الكيميائية الحيوية على الهيميسليلوز الخاص الذى تحطم .

وتختفى الهيميسليلوزات بسرعة أثناء المراحل الأولى من التحلل وهى تتحلل بواسطة البكتريا الهوائية واللاهوائية ، الأكتينوميسيتات ، والفطريات . والفطريات أكثرها نشاطا فى المراحل الأولى من التحلل ، بينما تكون الأكتينوميسيتات أكثر نشاطا فى المراحل الأخيرة . وتنتمى الفطريات المحللة للهيميسليلوز إلى كل المجموعات الكبيرة ، والعدد الكلى للأنواع التى تستطيع

تحليل الهيميسليلوز أكثر بكثير من تلك القادرة على تحليل السليلوز . وعموما ، لا تحتاج الكائنات الدقيقة التى تحلل الهيميسليلوز درجة عالية من تخصص الطبقة التحتية ، وهى غالبا تستهلك الأحماض العضوية والسكريات البسيطة .

تحلل اللجنين Lignin Decomposition . يتحلل اللجنين كليا تقريبا بواسطة الفطريات خاصة البازيدية منها ، مثل أفراد رتبتى الأفيللوفورالات والأجاريكالات . ويوجد اللجنين بكثرة فى المادة النباتية ، حيث يرتبط بعديدات التسكر فى الجدار الثانوى للخلية كما يوجد أيضا فى الصفيحة الوسطى لجدار الخلية . ويزداد محتوى اللجنين فى النبات كلما زاد عمر النبات وكلما زادت الأنسجة الخشبية . وتوجد عدة طرز من اللجنينات حيث تهر طرزا متباينة فى الأنواع النباتية المختلفة أو حتى فى مناطق النبات الواحد المختلفة . وجزئ اللجنين هو polymer متعدد عالى التعقيد له نفس طبيعة وترتيب المادة الأحادية فى التغير . ورغم أن تركيب جزئ اللجنين معروف بصورة ليست كاملة ، فيعتقد أن الوحدة الأساسية له هى فينيل بروبان الذى يحتوى على ثلاثة ذرات كربون فى سلسلة جانبية من حلقة بنزين :



ورغم أن التفاصيل الكيميائية الحيوية لتحلل اللجنين غير معروفة ، فقد اقترح أن الفطريات البازيدية المحللة للجنين تفرز إنزيمات خارج الخلية والتى تحرر الوحدات العطرية من المركب . والتكسر الآخر للوحدات العطرية يحتمل أن يتم بواسطة عديد من الفطريات غير المحلل الأول للجنين .

اللجنين وتكوين الدوبال : Lignin and Humus Formation : توجد المادة العضوية فى التربة غالبا فى جزئين رئيسيين . فالطبقة السطحية ، سائدة فى الغابات ، وتتكون أساسا من المواد العضوية الساقطة حديثا والتى لا يزال مصدرها معروفا . وأسفل هذه الطبقة توجد طبقة دوبالية غامقة والتى تكون المادة العضوية فيها فى المراحل الأخيرة من التحلل ، ولا يمكن التعرف على مصدر هذه المادة العضوية حينئذ . وإضافة إلى المادة العضوية المتحللة جزئيا ، تحتوى طبقة الدوبال على حمض الهيوميك ، وهو مركب يشبه اللجنين . وتركيب حمض الهيوميك معروف بصورة غير كاملة ، رغم أن مركبات فينولية عديدة يمكن أن تفصل منه كيميائيا والتى تشبه تلك الموجودة فى اللجنين بصفة عامة . وينتج حمض الهيوميك أساسا تحت الظروف الهوائية ويتضمن تفاعلات بلمرة ضعيفة الفهم (Flaig *et al.*, 1975) . ويتم تحليل المادة العضوية الأساسية وتخليق حمض الهيوميك فى وقت واحد .

ويعتبر الدوبال هاما للابقاء على خصوبة التربة (قدرة التربة على دعم النبات) . فالدوبال يحتوى على كمية كبيرة من النيتروجين والكربون أكثر مما يوجد فى أجسام الكائنات . وأثناء التحلل البطئ نسبيا – ولكن المستمر – للدوبال ، تكون هذه العناصر وغيرها فى صورة متاحة دائما ليستغلها النبات كغذاء . كما يعطى الدوبال أيضا بيئة مناسبة فيزيائيا لنمو النبات حيث يمكن للدوبال أن يغير درجة حموضة التربة ، أن يمتص موادا ضارة بالنبات ، وأن يحتفظ بالماء والهواء . وبذلك فالمحتوى العالى من الدوبال يكون مصاحبا للتربة عالية الخصوبة .

وتلعب الفطريات دورا فى المحافظة على مستوى الدوبال فى التربة ، وبالتالى

خصوبتها . فتحلل الفطريات المادة العضوية التى تستخدم فى تكوين جزيئات حمض الهيوميك . ويوجد بعض التشابه التركيبى بين جزئ اللجنين وجزئ حمض الهيوميك ، مما أدى إلى الاقتراح بأن تحليل اللجنين يمد بالوحدات اللازمة لتخليق حمض الهيوميك .

والتمادى فى الدور الذى تلعبه الفطريات فى بلمرة هذه الوحدات فى الطبيعة غير معروف ، رغم أن مثل هذه البلمرة يمكن أن تحدث فى المزرعة (Flaig, *et al.*, 1975) . كما تستطيع الفطريات أيضا أن تحلل الدوبال ، وبذلك تنطلق المواد الغذائية المسوكة داخله .

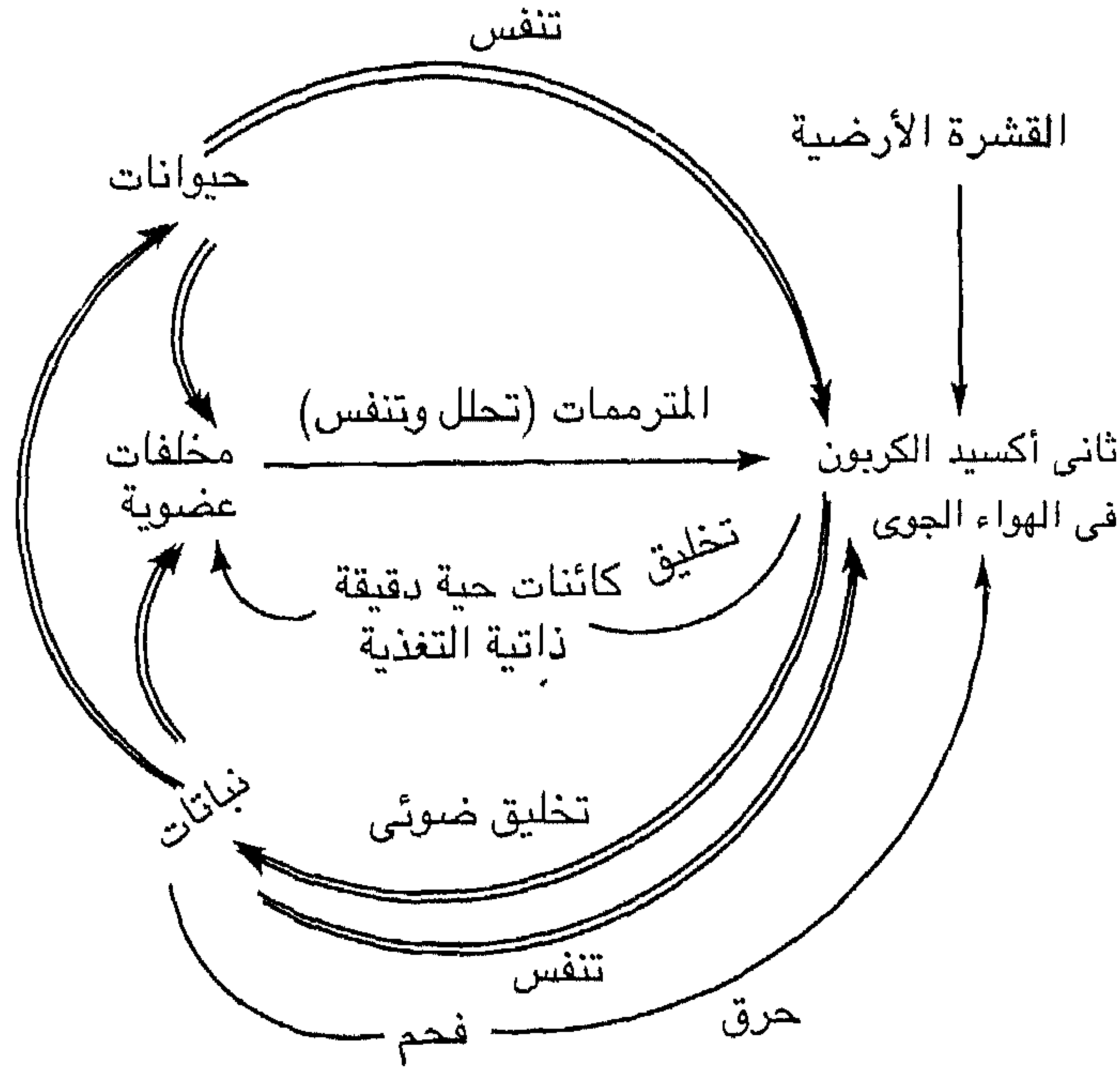
دور المترممات فى الطبيعة : Role of Saprophytes in Nature

إن أغلب الطبقات التحتية التى تهاجمها الكائنات المسببة للتحلل إنما تمثل «نفايات» الطبيعة التى تنتج عن الكائنات الحية . ويمكن أن يصل حجم هذه المخلفات إلى أرقام فلكية . فوزن الأوراق المتكونة فى فصل نمو واحد على شجرة دردار واحدة يقدر بحوالى ٤٠٠ رطل (Grqy, 1959) أى ٢ طن بعد عشرة سنوات . وفى الغابات الخشبية ، يصل التقدير إلى ١ – ٢ طن من الأوراق والأفرع التى تسقط على كل هكتار سنويا ؛ وفى الغابات الاستوائية المطيرة ترتفع الصورة لتصل إلى ٦٠ طنا من المخلفات (Burges, 1965) . ويحصد المزارعون عادة كمية بسيطة من المحصول ، مثل الحبوب أو الثمار فقط ، تاركين بقايا المحصول لتتحلل فى الحقل . وكمية ورق الكتابة التالف الذى يتحلل سنويا تبلغ حوالى ١٥٠ رطل / ميل مربع على مساحة أرض قارة أمريكا الشمالية (Gray, 1959) . وبدون تحلل هذه المخلفات ، ستصبح الأرض مغطاه بأجسام النبات والحيوان ، وربما تستأصل غالبية الكائنات الحية من بيئاتها الطبيعية .

ومع ذلك ، فالفائدة الحقيقية للتحلل تقع فى عودة المركبات الكيميائية الموجودة بالكائنات إلى دورات الطبيعة . إذ توجد كمية محدودة من المواد المتاحة لبناء الكائنات الحية ، وستتوقف الحياة فى النهاية إذا ظلت هذه المواد مرتبطة بالكائنات الميتة وأصبحت غير متاحة للمخلوقات الحية . ومركبات الكربون تعتبر ذات أهمية خاصة فى هذه الحلقة .

فى الطبيعة ، يدور الكربون بانتظام بين صورته غير العضوية (ثانى أكسيد الكربون) وصوره العضوية التى تتطلبها جميع الكائنات الحية (شكل ٨٦) . والكائنات ذاتية التغذية (بكتيريا التخليق الكيميائى ، بكتريا التخليق الضوئى ، والنباتات الخضراء) هى الكائنات الوحيدة التى تستطيع تحويل الكربون غير العضوى (ثانى أكسيد الكربون) إلى مركبات عضوية . أما بقية أشكال الحياة فهى تعتمد على هذه الكائنات ذاتية التغذية كمصدر للمركبات العضوية . وتعود الأهمية الخاصة إلى النباتات الخضراء ، التى تخدم كقاعدة سلسلة غذائية بالامداد المباشر للحيوانات آكلة العشب ، وبالتالى ، دعم الحيوانات آكلات اللحوم .

والمصدر الرئيسى لثانى أكسيد الكربون المطلوب للنبات أثناء التمثيل الضوئى هو الهواء ، الذى يحتوى على ثانى أكسيد الكربون بتركيز منخفض نسبيا إذ يصل ٠٣ر٠ ٪ أى حوالى ١ر٢ بليون طن . وتثبت نباتات الأرض سنويا حوالى ٠٠٠ر٨٠ مليون (٨ × ١٠^١٠) طن من ثانى أكسيد الكربون . وبالتالى فإن ثانى أكسيد الكربون الموجود فى الفضاء سيكون فقط كافيا لعشرات السنين إن لم يعاد تعويضه (Kononova, 1966) .



شكل (٨٦) : دورة الكربون فى الطبيعة المسارات الأساسية يشار إليها بالخطوط المجوز .

ويمكن أن يعاد ثانى أكسيد الكربون إلى الهواء الجوى كناتج نهائى لتنفس النباتات والحيوانات ، من تحلل الحجر الجيرى وصخور أخرى ؛ كنتيجة لهياج بركانى ؛ من حرق الفحم ، البترول ، الغاز ، أو المواد الأخرى . والمصدر الأعظم ، على أى حال ، هو من تنفس الكائنات الحية الدقيقة ، التى تمد حوالى ٨٠ ٪ من ثانى أكسيد الكربون المطلوب لنباتات الكرة الأرضية . ويقدر ما تغله الكائنات الحية الدقيقة فى التربة من ثانى أكسيد الكربون بحوالى ٦٣ × ١٠^٩ طن سنويا ، ويخص الفطريات حوالى ١٣ ٪ من هذه الكمية (Kononova, 1966) .

والمواد الأخرى ، مثل النيتروجين ، الكبريت ، الفوسفور ، البوتاسيوم ، الكالسيوم ، والحديد تتطلبها النباتات الخضراء وهى تمتص فى صورة غير عضوية وتحولها النباتات إلى مركبات عضوية . ومثل الكربون ، تدور هذه المواد الكيميائية خلال أشكال غير عضوية وعضوية .

الفطريات المترمة فى التربة : Saprophytic Fungi in the Soil

من القسم السابق ، يلاحظ أن دورات الطبيعة تنشأ أساسا من خلال النباتات الخضراء ذاتية التغذية . والنباتات تمثل الكيماويات غير العضوية وتحولها إلى مركبات عضوية تستخدمها الكائنات الأخرى ؛ وفى النهاية ، تعود المركبات العضوية إلى الصورة غير العضوية بواسطة الكائنات الحية الدقيقة المسببة للتحلل . وهذه الدورات توجد فى البحيرات ، الأنهار ، المحيطات ، وعلى الأرض . وتشترك الفطريات فى التحليل فى جميع هذه الظروف ، ولكن الكمية الأكبر من التحلل بواسطة الفطريات تحدث فى التربة .

والتربة هى وسط معقد ، يتكون من معادن غير عضوية ومخلفات عضوية تخدم كروابط لقنوات وثقوب تحتوى على الماء والهواء . والطبقات التحتية الملائمة للفطريات المسببة للتحلل متوفرة فى التربة . فجذور النباتات تتخلص من أنسجتها الخارجية ، تفرز موادا عضوية (أساسا الكربوهيدرات ، الأحماض الأمينية ، الفيتامينات ، والأحماض العضوية) ، كما يسقط النبات أوراقه وأفرعه الميته فوق التربة . ومحاصيل السماد الأخضر مثل البرسيم وبقايا المحاصيل غير المحصودة تحرث أسفل التربة . وتهاجر الحيوانات خلال وفوق التربة تاركة موادها الاخراجية ، أنسجتها الانسلاخية الخارجية ، الشعر والريش

المتساقطين ، وأخيرا أجسادها عندما تأتيها المنية . إن هذا الكم الهائل من المادة العضوية يقدم كغذاء مباشر وغير مباشر لكائنات التربة الدقيقة الغزيرة نباتية كانت أو حيوانية . وفى تقدير لأعداد الكائنات الحية الدقيقة فى ١ جم من تربة خصبة وجـد :

بكتريا حقيقية	$١٠^{٦}$	إلى	$١٠^{٩}$
أكتينوميسيتات	$١٠^{٥}$	إلى	$١٠^{٦}$
حيوانات أولية	$١٠^{٤}$	إلى	$١٠^{٥}$
طحالب	$١٠^{١}$	إلى	$١٠^{٣}$
فطريات	$١٠^{٤}$	إلى	$١٠^{٥}$

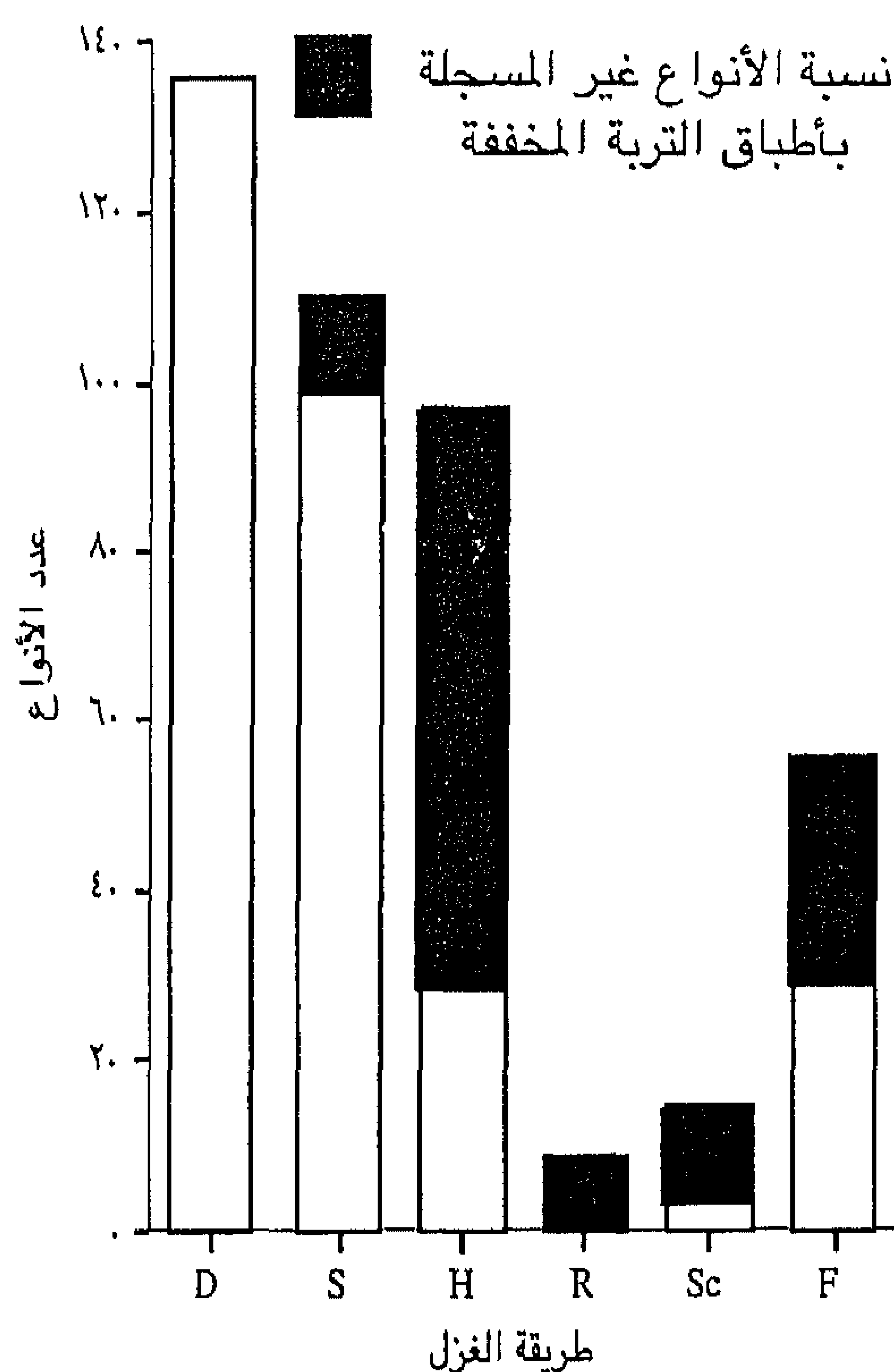
ولم يتضمن هذا التقدير حيوانات التربة الأكبر مثل الديدان الثعبانية ، ديدان الأرض ، الحلم ، النمل ، أو الديدان الأخرى ومفصليات الأرجل .

طرق دراسة فطريات التربة : Methods for Study of Soil Fungi

قد يرغب باحثى فطريات التربة فى تقدير مدى النشاط الميسليومى فى التربة (الأنواع الموجودة) والتوزيع النسبى للفطريات فى التربة . ومثل هذه التقديرات تكون ضرورية لدراسة تأثيرات معاملات التربة (مثل إضافة الجير أو الأسمدة) ، التغيرات الموسمية ، إرتباطها بالجذور ، أو أنواع التربة المختلفة . والرؤية المباشرة للفطريات فى التربة تقابل بصعوبات مثل عمل تحضيرات ميكروسكوبية فى بيئة غامقة وعدم الانتظام الذى توجد فيه الجراثيم أو التراكيب التكاثرية . وقد قدمت طرق عديدة وعالية التخصص لدراسة فطريات التربة ، ولكن كل طريقة تعتبر عالية التخصص لطرز معينة من الفطريات كما يمكن استخدام عدة طرق

مشتركة للتوصل إلى صورة تقريبية لنشاط أحد فطريات التربة فى وقت معين (شكل ٨٧) . وفيما يلى بعض التقنيات المستخدمة .

طريقة العزل							
العدد الكلى للأنواع	مكان العزل				أطباق واركب	الأطباق المخففة	
	أجسام تكاثرية	أجسام حجرية	أشكال جذور	خيوط فطرية			
٢٦	١١	.	.	١١	١٧	١٨	فطريات ذنبية
٥	٤	٣	.	.	.	.	فطريات أسكية (قرصية)
١٨	٥	١	.	٣	١٠	٨	بقية الأسكية
٣٠	٢١	٧	٨	٨	.	.	فطريات بازيدية
٩٥	٤٢	٢	.	٦١	٦٠	٨١	فطريات ناقصة
٨٥	.	٢	١	٥٩	٢٣	٢٩	ميسليوم عقيم
–	٥٦	٢٥	٩	٩٧	١١٠	١٣٥	العدد الكلى للأنواع



شكل ٨٧ : مقارنة بين الفطريات المتحصل عليها من تربة حقل قمح باستخدام تقنيات عزل مختلفة : (a) الأعداد النسبية للفطريات فى كل مجموعة ؛ (b) أعداد الفطريات المتحصل عليها والجزء النسبى للأنواع التى اختلفت عن تلك المعزولة بطريقة أطباق التربة المخففة .

D = أطباق التربة المخففة .
S = أطباق التربة لواركب .
H = الغزل من الخيوط الفطرية
R = الغزل من أشكال الجذور .
Sc = العزل من الأجسام الحجرية .
F = العزل من التراكيب التكاثرية .

طريقة شريحة الملامسة لروسي - كلودني : Rossi-Cholodny Contact Slide Method : من التقنيات المفيدة لدراسة كائنات التربة النباتية الدقيقة بتوزيعها الطبيعي في التربة ، أو مكانها ، هي طريقة شريحة الملامسة لروسي – كلودني . تدفن شريحة ميكروسكوب زجاجية في التربة وتترك في مكانها لعدة أيام أو أسابيع . تأتي الكائنات الحية الدقيقة وتتصل بالشريحة فتلتصق بها ، وبعد الوقت المقرر ، تنزع الشريحة من التربة ، تجفف بالهواء ، تثبت بحرارة هادئة ، تشطف لإزالة جزئيات التربة ، وتصبغ . وتمثل الفطريات الموجودة هذه التي أتت لتتصل بالشريحة خلال الفترة التي طمرت فيها . ويمكن تقدير التغيرات في تعداد الفطريات بطمر عدد من الشرائح ، والتي تنزع على فترات أثناء زمن الاختبار . وطريقة روسي – كلودني هي مفيدة بصورة خاصة لتقدير غزارة الميسليومات الفطرية في الأراضي المختلفة وعند أوقات مختلفة . وبسبب النقص العام في التراكيب التكاثرية المتكونة ، فهذه الطريقة ليست مفيدة في تعريف فطريات التربة .

الأطباق المخففة Dilution Plates : استخدمت طريقة المزرعة على نطاق واسع لحصر كائنات التربة الدقيقة ، خاصة بغرض التعريف . والتقنية العادية هي تحضير محلول تربة مخفف وذلك برج كمية معلومة من التربة في ماء معقم أو بيئة وعمل تخفيفات متعاقبة منها لتصل إلى تركيز نهائي مثل ١ : ١٠٠ ، ١ : ١٠٠٠ ، ١ : ١٠٠٠٠ . يوضع ١ ملل من التخفيف في طبق بترى ، يصهر الآجار (ويبرد لدرجة فوق التصلب مباشرة) ويضاف ، يحرك الطبق لتوزع العينة جيدا . فتكون الجراثيم وأجزاء الميسليوم موزعة خلال البيئة وتنمو لتعطى مستعمرات متجرثمة يمكن تعريفها . وعادة تحمض البيئة ، أو يضاف إليها مادة مثل

ستربتومايسين أو روز بنجال لوقف النمو البكتيرى . ويختلف تركيب البيئة من آجار مائى بسيط إلى بيئة يضاف إليها طبقة تحتية خاصة مثل السليلوز الذى يلائم نمو الفطريات المحللة للسليلوز ، مع استبعاد غيرها فالفطريات المعزولة تتحدد غالبا بتركيب البيئة ، ولا توجد بيئة واحدة تلائم نمو جميع فطريات التربة . وهذه الطريقة مفيدة ، ولكن لا يمكن الاعتماد عليها للحصول على حصر فعلى لنشاط الميسليوم فى التربة حيث لا يوجد فاصل بين مستعمرة نمت من ميسليوم نشط وأخرى نمت من جرثومة ساكنة . وإضافة إلى ذلك ، فإن بعض الفطريات مثل *Penicillium* ، *Aspergillus* تتجرثم بغزارة فى التربة ، وعند زراعة عينة التربة فى وجود مثل هذين الفطرين ، فإن نوعيهما سيكونان ممثلين بصورة عالية رغم أن تواجدهما فى التربة فى صورة ميسليوم يكون بسيطا . فالمعروف أنه توجد علاقة طردية بين عدد مرات ظهور الفطر فى المزرعة ومقدرته على البقاء فى التربة تحت الظروف المدروسة . وهذا لا يعتبر دليلا صادقا لما يوجد فى الطبيعة . وتظهر أفراد الفطريات الديترية بكثرة فى أطباق التربة المخففة ، فى حين نادرا ما تظهر الفطريات البازيدية والفطريات غير المتجرثمة (ذات الميسليوم العقيم) بالرغم من أنها ذات انتشار واسع فى التربة .

أطباق التربة لواركب Warcup Soil Plate . تفشل الطريقة السابقة غالبا فى إظهار الفطريات غير المتجرثمة ذات الميسليوم العقيم (مثل *Rhizoctonia solani*) لأن أجزاء الميسليوم تتعلق بحبيبات التربة التى تستبعد . ويمكن أن تحور الطريقة القياسية للتخفيف بوضع كمية بسيطة من التربة فى طبق بترى فارغ ، ثم تسحق ، وتصب عليها بيئة مبردة . وهذه الطريقة عموما تشبه السابقة وهى تناسب أيضا الأنواع ذات الجراثيم الثقيلة . كما أنها أبسط فى الاستخدام .

العزل المباشر Direct Isolation : تفشل التقنيات السابقة فى إظهار الفطريات البازيدية ، رغم أن النظرة السريعة للثمار البازيدية العديدة تشير إلى وجود ميسليوماتها فى التربة . وقد وجد Warcup (1951 a, 1959) أنه يمكن الحصول على الفطريات البازيدية فى مزرعة عن طريق إنبات أجسامها الحجرية أو بواسطة زراعة أجزاء من أشكال الجذور .

فطريات التربة : The Soil Fungi

توجد الفطريات بغزارة فى الأربع بوصات العلوية من التربة ويتحدد وجودها فى الاثنى عشر بوصة العلوية . وتتناقص أعدادها وأنواعها بزيادة العمق . وتحتوى البوصات الست العلوية من الأراضى الزراعية ٦٠٠٠٠ رطل / هكتار من المادة العضوية الجافة وهى تحتوى على ٣٠٠ رطل وزن جاف من ميسليوم الفطر (Nicholas, 1965) .

إن معظم أنواع الفطريات من الكيتريديات وحتى الأجاريكات ، من المترممات إلى المتطفلات على النبات والحيوان (بما فى ذلك الانسان) ، ومن المفترسات لحيوانات التربة إلى المتكافلات التى تكون الميكوريزا يمكن أن تكتشف فى وقت واحد أو غيره فى التربة . أى أنه يوجد تمثيل لجميع المجموعات الفطرية فى التربة . وتلك التى تعزل بتردد عال هى أفراد من الفطريات الديتيرية وغالبا *Aspergillus* ، *Penicillium* ، *Trichoderma* .

والقليل من فطريات التربة تعيش مترممة ، والتربة هى موطنها لذلك . والبعض الآخر من الفطريات تمر بالتربة كمرحلة انتقالية لحين غزو العوائل النباتية أو الحيوانية التى تتطفل عليها . وهذه الفطريات الانتقالية قد لا تكون قادرة على

البقاء فى التربة عند غياب عوائلها أو تستطيع البقاء فى صورة رمية لدورة محدودة . وتستطيع الفطريات الانتقالية غالبا استعمار الطبقة التحتية فى التربة مؤقتا ولكنها لا تكون قادرة على المنافسة بنجاح مع فطريات التربة الأصلية . وتتمثل فطريات عديدة فى التربة كتراكيب ساكنة ؛ وهذه تشمل الجراثيم الاسبورانجية ، الكونيدية ، الجراثيم البيضية ، والجراثيم الأسكية ويحتمل الجراثيم البازيدية ، الجراثيم الكلاميدية ، والأجسام الحجرية . ووجود الكثير من هذه الفطريات فى التربة يكون كنتيجة ما فهى لا تلعب دورا هاما فى الأنشطة الترممية فى التربة . وتظهر فطريات التربة النشطة أحيانا فى صورة تراكيب ساكنة مماثلة ، ولكن عند نقص الغذاء .

وتتشابه ظروف الكمون للفطريات المختلفة فى التربة ، ويوجد نشاط فطرى بسيط نسبيا عند غياب مصدر الغذاء المتاح . والطبقة التحتية الملائمة غالبا صغيرة جدا لدرجة تصل إلى ليفة سليلوز واحدة فهى تكفى نمو كائنات التربة الدقيقة . وكثير من مثل هذه الطبقة التحتية ، يحتوى كل منها على كائنات دقيقة ، توجد فى التربة كرداء ثلاثى الأبعاد وتتبعثر فى ثقوب بيئية منفصلة . ويوجد فراغ بين الثقوب البيئية المنفصلة تكون فيه الفطريات غير نشطة أو كامنة (Garrett, 1955) . وتشمل التراكيب الفطرية فى المساحات الأقل نشاطا الجراثيم ، الجراثيم الكلاميدية ، الأجسام الحجرية ، أشكال الجذور ، والميسليومات (غالبا ميتة أو غير نشطة) . وعندما تتوفر طبقة تحتية ملائمة ، تتحول التراكيب الفطرية الكامنة إلى النشاط فى الحال ؛ تستعمر الطبقة التحتية ، تتغذى عليها ، وتنهكها ؛ ثم تصبح كامنة مرة أخرى (Garrett, 1951; Warcup, 1967) . ويقل الميسليوم عندما لا تكون المواد الغذائية متاحة ، جاعلا البقاء متوقفا على تكوين الجراثيم الكامنة (Lockwood, 1964) .

التثبيط الفطرى : Fungistasis : بغياب الطبقة التحتية الملائمة ، يبقى ميسليوم الفطر وجراثيمه بصفة عامة فى حالة كمون . ويوجد هذا الكمون بتأثير واسع ويسمى (تثبيط الفطر بالتربة) . وقد وجد التثبيط الفطرى تقريبا فى كل أنواع التربة (باستثناء بعض الحالات فى التربة العميقة ، الأراضى عالية الحموضة ، أو الأراضى المعرضة لدرجات الحرارة المنخفضة) . والتثبيط الفطرى يمكن أن ينعكس بإضافة مواد عضوية محللة جاهزة مثل الجلوكوز أو بنمو الجذور فى المنطقة وما يتبعها من افراز مواد عضوية بواسطة الجذور . وتفرز الجذور أنواعا مختلفة من المركبات العضوية ، متضمنة الأحماض الأمينية ، السكريات الذائبة ، والفيتامينات . وفى مثل هذه الحالة العكسية للتثبيط لفطرى ، تنبت جراثيم الفطر وينتشر النمو الميسليومى النشط ثانية .

ويصاحب التثبيط الفطرى تلك التربة التى تحتوى على كائنات حية دقيقة نشطة . فتعقيم التربة يضر بالتثبيط الفطرى ، وبالتالى يمكن إعادته بإضافة كمية ن تربة غير معقمة . وهذه الأراضى التى تفتقر إلى التثبيط الفطرى هى لك التى لا تحتوى على تعداد ميكروبى كاف . ويفترض أن التثبيط الفطرى هو تيجة للنشاط الميكروبى العام فى التربة وليس بالضرورة ناتج عن مجموعة ئنات دقيقة خاصة .

وتوجد معرفة قليلة أو موافقة تتعلق بميكانيكية التثبيط الفطرى . من يكانيكيات المحتملة أن الكائنات الحية الدقية تتنافس على الغذاء المطلوب بواسطة جراثيم الفطر وأن إنبات جراثيم الفطر يثبط حتى تصبح المواد الغذائية متاحة بإضافة طبقة تحتية جديدة أو من الجذور (Lockwood, 1964) . وفى إقتراح عكسى أن التثبيط الفطرى ينتج من تجمع المواد الضارة التى تنتجها

كائنات التربة الدقيقة (Jacson, 1965; Park, 1960) أو أن المثبطات المتخصصة تنتج بواسطة الكائنات الحية الدقيقة (Park, 1967; Watson and Ford, 1972) . والمواد الطيارة مثل الأسيتالدهيد ، الايثانول ، والايثلين تنتجها فطريات التربة فى المزرعة وهى تثبط إنبات الجراثيم ، مما دعى بعض الباحثين لاقتراح أن المثبطات هى مواد طيارة تنتج بواسطة الفطر وكذلك البكتريا (Gray, 1967) . ويفترض Watson and Ford (1972) أن التثبيط الفطرى يستمر بواسطة المثبطات الطيارة ذات المصدر الميكروبى أساسا ولكنه أيضا يعتمد على عوامل غير حيوية (ربما درجة الحموضة أو الحديد أو كربونات الكالسيوم ومحتوى كل منها فى التربة) ، وأن هذا التثبيط ينطلق بمنشطات ، والتى هى أساسا حيوية الأصل وتكون فى الغالب موادا غذائية ولكنها أيضا قد تكون موادا طيارة تنطلق بواسطة جذور النبات .

العوامل المؤثرة على النمو فى التربة Conditions Affecting Growth in Soil . تتضمن العوامل التى تؤثر على نمو الميسليوم فى التربة الحرارة ، الرطوبة ، ثانى أكسيد الكربون ، الأكسيجين ، والحموضة .

ورطوبة التربة هى أحد القياسات البيئية المعقدة حيث تشمل الماء الحر وكذلك الرطوبة النسبية . وتؤثر مستويات الرطوبة فى التربة بصورة غير مباشرة على تهوية التربة ، تحرك المحاليل ، وانتشار المواد الغذائية أو المثبطات (Griffin, 1969) . وتقاوم الفطريات عموما نطاقا واسعا من ظروف الرطوبة فى التربة ، ولكن إذا أصبحت رطوبة التربة فى مستوى منخفض جدا ، فإن كلا من الماء الحر المتاح والرطوبة النسبية سيختزلان ، مما ينتج عنه نشاط فطرى بسيط أو معدوم . ويتم تثبيط الأنشطة الفطرية عموما بمستويات رطوبة نسبية أقل من

٧٥٪ وتلائمها الرطوبة النسبية العالية قرب ١٠٠ ٪ (Griffin, 1963) . وإذا أصبح مستوى الماء الحر عال جدا (للحد الذى يمنع التهوية) ، فإن عدد الميسليومات النشطة يختزل أيضا . وهذا التأثير الخاص بنقص التهوية هو بالغ على الفطريات الهوائية ولكنه قد يكون بسيطا على أنواع عديدة ، مثل البعض الذى يكثر فى الأراضى الغدقة . وقد يتم اختزال مماثل فى التهوية بواسطة الالتصاق الشديد لحبيبات التربة (بناء التربة) .

وتعتبر فطريات التربة غير حساسة نسبيا لاختزال الأكسيجين ، ويطرأ عليها تغير بسيط فى معدل النمو حتى ينخفض تركيز الأكسيجين إلى حوالى ٤ ٪ من حجم الغاز . وبعد الوصول إلى هذا المستوى ، تستجيب الأنواع الفطرية بصورة مختلفة للانخفاض الأكثر (Griffin, 1972) .

وتركيز ثانى أكسيد الكربون فى فراغ التربة يكون عادة بين ٠٠٢ر٠ ، ٠٢ر٠ وحدة فراغ ولكن قيم ١ر٠ وحدة فراغ أو أكثر يمكن أن توجد فى الأعماق السحيقة أو فى التربة ذات محتوى الماء العالى (Griffin, 1972) . وتكون التركيزات العالية من ثانى أكسيد الكربون مصاحبة للضغط النسبى المنخفض من الأكسيجين . وفى دراسة على فطريات تنشأ من مستويات مختلفة أسفل سطح التربة ثبت أن تلك الموجودة فى المستويات السطحية من التربة تكون غير مقاومة لثانى أكسيد الكربون ، فى حين تلك المعزولة من الأعماق بحيث يمكن لثانى أكسيد الكربون أن يتجمع تكون أكثر مقاومة لمستويات ثانى أكسيد الكربون العالية .

ودرجات الحرارة يمكن أن تختلف كثيرا فى التربة . وتتأثر درجة حرارة التربة بالمحتوى الرطوبى ، الانحدار ، اللون ، وطبيعة المحاصيل التى تنمو عليها .

وكقاعدة ، يوجد تباين يومى فى درجة الحرارة ، إذ تحدث درجات الحرارة الدنيا عند الفجر ودرجات الحرارة القصوى بعد الظهر بساعة أو ساعتين . والتباينات اليومية تكون واسعة جدا وتصل إلى ٢٥ °م فى المنطقة المعتدلة . والتغيرات الموسمية يمكن أن تكون حتى أكثر من ذلك . وفطريات التربة عموما تقاوم التذبذب الواسع فى درجات الحرارة . ويحتمل أن تكون هذه المقاومة أساسا ذات تأثير وضعى ؛ بمعنى ؛ أن هذه الفطريات التى تقتلها درجات الحرارة المتطرفة عند مستوى واحد (مثل التجميد عند السطح) قد حل محلها فطريات أخرى تبقى عند مستويات مختلفة حيث درجات الحرارة أقل تطرفا (Raney, 1965) . والفطريات عادة تكون نشيطة فى الطبقات الدوبالية حتى أثناء شهور الشتاء ، بالرغم من أن نشاطها يتناقص إلى حوالى ٤٣ ٪ من المستوى فى الصيف (Waid, 1960) . وقد تستجيب الفطريات لتأثيرات درجات الحرارة والرطوبة النسبية مشتركين : فعلى سبيل المثال ، يمكنها البقاء لمدة أطول فى تربة ذات درجة حرارة عالية جدا (٥٦ °م) إذا كانت الرطوبة النسبية منخفضة (٨٥ – ٩٠٪) عنها إذا كانت الرطوبة النسبية أعلى (١٠٠ ٪) (Chen and Griffin, 1966) .

والفطريات كمجموعة يمكنها مقاومة مدى واسع من درجات الحموضة (pH) ، ولكن البعض يمكن أن يوجد فى التربة القلوية أو التربة الحامضية . وتؤثر درجة حموضة التربة على كمية المواد الغذائية المتاحة ، ولكنه ليس معروفا ما إذا كان هذا التأثير معنويا على فطريات التربة . وتغيير درجة حموضة التربة باضافة الجير يؤدى بالتالى إلى تغيير نشاط الفطريات .

التضاد بين كائنات التربة الدقيقة Antagonism between Soil Microorganisms : إن فطر التربة يكون متقاربا جدا مع كائنات التربة الدقيقة الأخرى ، وتقدر قابليته للمعيشة فى التربة جزئيا عن طريق علاقاته البيئية المتداخلة مع صور الحياة الأخرى فى التربة . وهذه العلاقات المتداخلة هى غالبا علاقات تضادية antagonistic فى الطبيعة . وينتج التضاد عندما يضار واحد أو أكثر من الكائنات المشتركة فى العلاقة المتداخلة أو يقل نشاطه . وفى حالة فطريات التربة ، يمكن للتضاد أن يأخذ شكل الإيذاء ، التضاد الحيوى ، أو المنافسة .

التحلل (التحطيم) : Exploitation : يمكن أن يهاجم فطر التربة مباشرة بواسطة كائنات متطفلة أو مفترسة . وقد تسبب البكتيريا موت الميسليوم وهى المسئولة غالبا عن الاختفاء المبكر لميسليومات الفطر فى التربة . وتستطيع بعض فطريات التربة التطفل على فطريات أخرى فى المزرعة (أنظر الفصل السادس) ، ولكن مدى حدوث هذا التطفل فى الطبيعة غير معروف . وإضافة لما سبق ، فإن أفرادا مختلفة من حيوانات التربة تتغذى على الفطريات فى التربة .

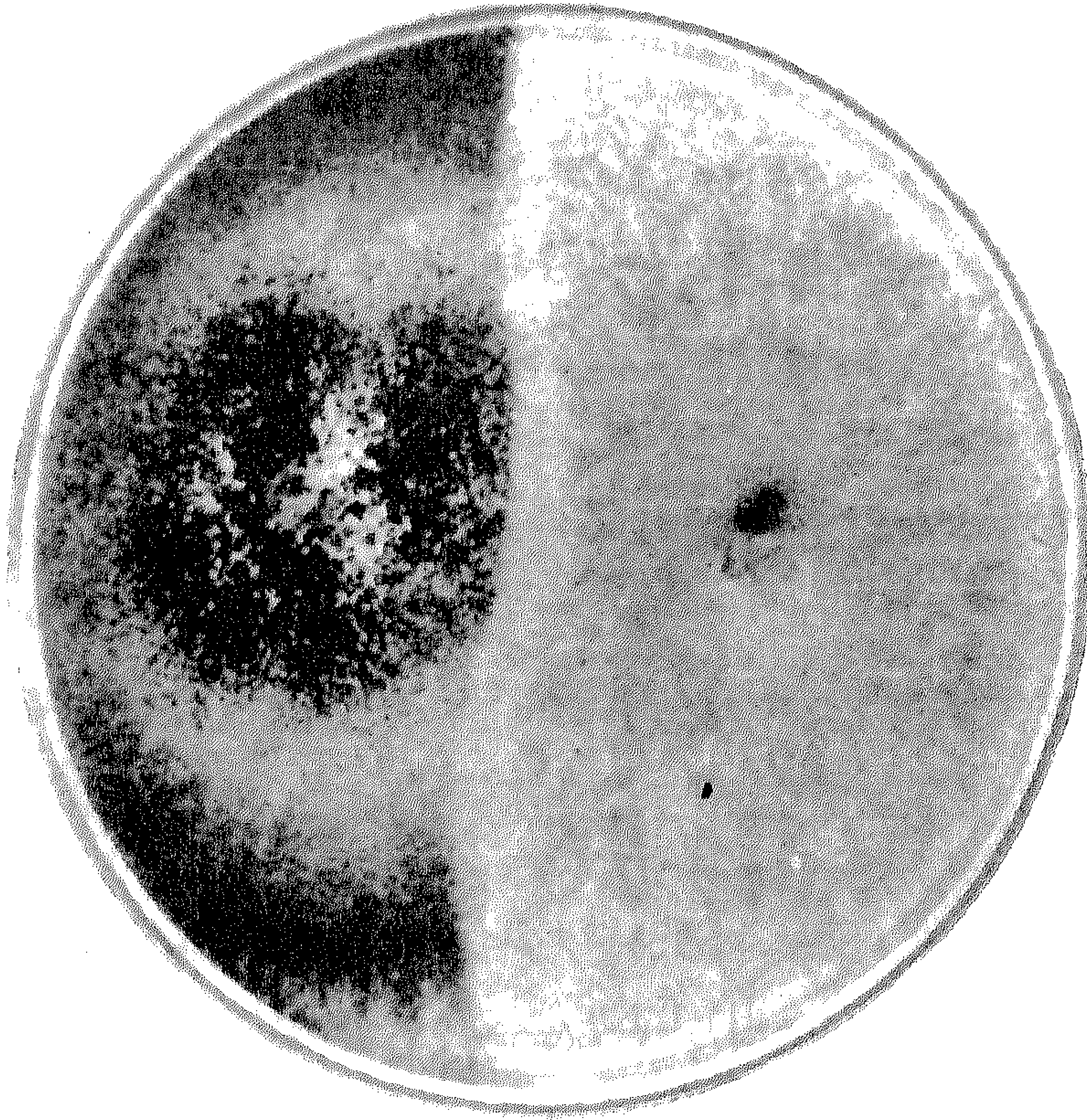
التضاد الحيوى : Antibiosis : تحور الفطريات البيئة بإفراز نفايات أيضية أو ناتجات جانبية (نواتج ضارة) . هذه النواتج الأيضية الجانبية فى العادة ذات تركيب خطير وقوى ، وبتركزاتها العالية قد تكون سامة للفطر الذى ينتجها أو أى من كائنات التربة الدقيقة الأخرى التى تكون حساسة لها (شكل ٨٨) . وهذه الظاهرة عموما تعرف باسم التضاد الحيوى . والنواتج الأيضية التى تسبب التضاد الحيوى متباينة وتشمل (١) ثانى أكسيد كربون التنفس ، الكحول ، الأحماض ، وأى مركبات بسيطة أخرى ذات التأثير غير التخصصى ؛

(٢) المضادات الحيوية ، وهى نواتج جانبية ذات وزن جزيئى عال (وغالبا حمض ضعيف) ، وبعضها له تأثيرات سامة خاصة على الكائنات الحية الدقيقة القابلة للاصابة . والتضاد الحيوى قد يخلق بيئة سامة بصفة عامة ، ولهذا السبب ، يكون تضاديا لبعض الفطريات الموجودة . وتكون درجة التضاد الحادثة هى حالة مقاومة كبيرة لكائنات فردية وقدرتها على الصمود فى هذه الظروف السامة وبالتالى تناسب انتشار كائن ما . والتضاد الحيوى لا يكون بالضرورة محصلة نواتج تضادية متخصصة ، رغم أنه كذلك فى بعض الحالات . ويختلف التضاد الحيوى عن التثبيط الفطرى فى أن تأثيرات التضاد الحيوى تكون محدودة ومتخصصة عادة ، ولكن التثبيط الفطرى يكون واسع الانتشار وعاما .

المضادات الحيوية : Antibiotics : تنتج المضادات الحيوية بواسطة البكتيريا ، الأكينوميسيتات ، والفطريات وهى يمكن أن تكون سامة لأفراد من أى مجموعة . وإنتاج المضادات الحيوية غزير بين الفطريات وهى تحدث فى قليل نسبيا فى الفطريات الدنيئة ولكن فى كثير من الفطريات الأسكية ، البازيدية ، والديتيرية . وغالبية الفطريات المنتجة للمضادات الحيوية تتبع فطريات التربة ، حيث تعطى هذه الفطريات أولوية بيئية فى العادة . ويمكن عزل المضادات الحيوية بكميات بسيطة من عينات التربة ولكن يمكن أن يلغى نشاطها بالتغيير فى درجة الحموضة ، امتصاصها على الطين أو الدوبال ، أو تحطيمها بواسطة كائنات حية دقيقة (Gray, 1976) . ودور المضادات الحيوية فى التنافس سيناقش بصورة مكتملة فى القسم التالى .

والفطريات التى تنتج مضادات حيوية فعالة ضد البكتيريا يمكن عزلها من التربة كما يلى : يلقح طبق بترى به آجار ببكتيريا ويسمح لها بالنمو لمدة ١٢ –

٢٤ ساعة ؛ بعد ذلك تضاف حبيبات التربة إلى الطبق . فنلاحظ أن الفطر المنتج للمضادات الحيوية (الفعالة ضد البكتيريا المختبرة) يتحدد عندما يتوقف نمو البكتيريا المحيطة بهيفاته النامية ، وتنتج منطقة خالية من النمو حول الهيفات . تؤخذ أجزاء الهيفات وتزرع منفصلة .



شكل (٨٨) : التضاد الحيوى بين الفطر *Trichoderma lignorum* (يسار) والفطر *Mucor heterogamous* (يمين) . ينتج الفطر *T. lignorum* مضادا أو مضادات حيوية تثبط نمو الفطر *M. heterogamous* ، ناتجة فى منطقة واضحة بنمو بسيط حيث يلتقى الفطران .

وتعتبر معظم المضادات الحيوية سامة لنطاق واسع من الكائنات الحية الدقيقة ، كما أن منتج المضاد الحيوى نفسه قد لا يكون منيعا لتأثيراته ولكنه يملك مقاومة عالية له . والعديد من المضادات الحيوية سامة لمجموعة أو طرز محددة فقط من الكائنات . وتشمل طرز السمية (١) سمية متخصصة للبكتيريا الموجبة لصبغة جرام ، (٢) سمية شبه متخصصة للبكتيريا المقاومة للأحماض ، وتؤثر على البكتيريا الموجبة لصبغة جرام عند الجرعات العالية ، (٣) سمية متخصصة للفطريات .

وقد تأخذ مقاومة الكائنات الحية الدقيقة للمضادات الحيوية مسارات متعددة : (١) قد ينتج الكائن إنزيما من شأنه تحطيم المثبط ؛ (٢) إنتاج مواد أيضية تضاد أو تعادل تأثيرات المضاد الحيوى ؛ (٣) وضع من مسارات التخليق الحيوى بحيث لا يتم تثبيطها بالمضاد الحيوى ؛ (٤) وضع من العوائق قد يمنع حركة المضادات الحيوية إلى داخل الخلية . ويعتقد أن الوضع الأخير هام جدا فى الفطريات خاصة .

ويناقش الإنتاج التجارى للمضادات الحيوية فى الفصل الثامن .

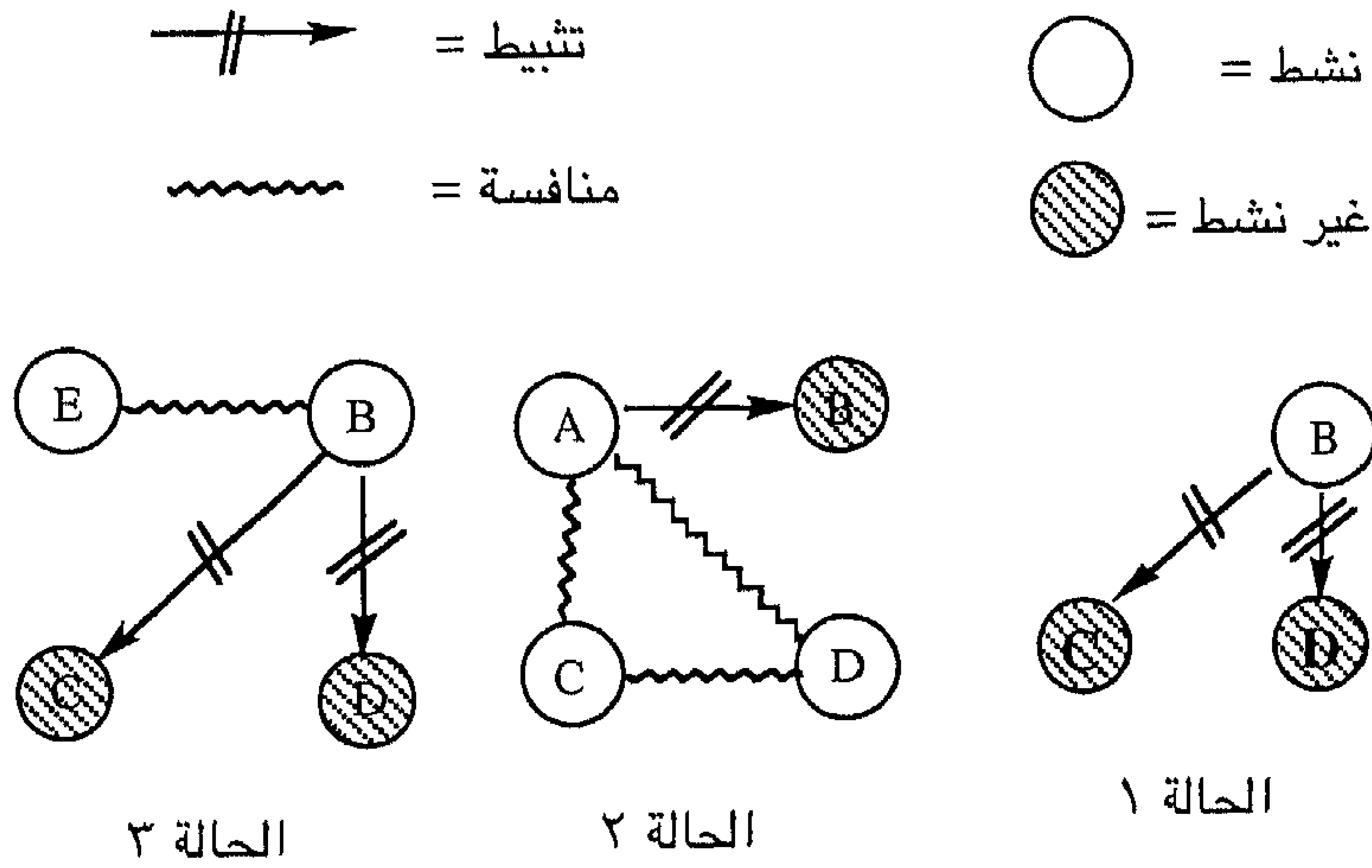
التنافس : Competetion : عندما تظهر إحدى عوامل البيئة قصورا فى الامداد ؛ ولا يمكنها أن تفى بحاجة جميع الكائنات الموجودة ، ستحاول الكائنات الحصول على كم كاف من هذا العامل لتدعيم ذاتها . وتسمى هذه الرغبة الملحة بين الكائنات لعامل ما بالتنافس . وفى أغلب الأحيان تتنافس فطريات التربة على مصدر غذاء ، وبذلك يكون التنافس فى صورة حرص خاص على استعمار الطبقة التحتية . ويمكن أن تتحول هذه اللعبة المتداخلة إلى حالة تضادية إذا حدد أو

أوقف أحـد الأنواع عن النمـو ، فى حين أن الند فى حـد ذاته لا يكون تضـاديا بالضرورة .

والمقدرة الفسيولوجية لفطر لكى ينافس بنجاح من أجل طبقة تحتية يمكن أن يطلق عليها مصطلح المقدرة الترمية التنافسية competitive saprophytic ability (Garrett, 1950, 1963) . والمنافسة على الطبقة التحتية تكون غير مباشرة ، وعادة تأخذ شكل تكشف النمو أو القدرة على مجابهة الظروف السائدة فى التربة . والخواص التى تعطى فطرا القدرة التنافسية الملائمة هى : (١) سرعة نمو عالية وسرعة إنبات الجراثيم فى وجود الطبقة التحتية ، (٢) كفاءة أيضية عالية فى انتاج الانزيمات واستهلاك الطبقة التحتية ، (٣) القدرة على انتاج مواد (تشمل المضادات الحيوية) ذات سمية لكائنات التربة الدقيقة الأخرى ، (٤) ودرجة مقاومة عالية للتضاد الحيوى . ويجب أن يملك المنافس الناجح أى توافق من هذه العوامل ، ولكنه من المحتمل أيضا أن يمتلك صفة واحدة منها على الأقل . ومع ذلك ، فلا يوجد عامل محدد واحد يعتبر هو المؤثر على انتشار الكائن فى التربة . فالانبات السريع للجراثيم ، معدل النمو السريع ، والقدرة على الاستهلاك السريع للمواد الغذائية المتاحة هى العوامل ذات الاعتبار فى أن الفطر يمكنه الوصول إلى مصدر الغذاء أولا وأنه سيحصل على أكبر قدر منه . ورغم أن انتاج النواتج الجانبية السامة هو إفراز يوجد فى ناتجات المنتج ، إلا أنه يعطى الفطر أولوية عن طريق ابقاء الكائنات الأخرى بعيدة . وبنفس الطريقة ، فإن المقاومة للمواد السامة تعنى ببساطة أن الكائن لا يمكن منعه عن الغذاء بمنتجات المواد السامة .

ورغم أن انتاج المضاد الحيوى مفيد جدا لفطر ما ، فليست هذه الحالة دائما .

ففى الطبيعة يوجد تداخل بين عدد كبير من الكائنات وفى الغالب ينشأ نظام دقيق من الإختبارات والتوازنات بحيث تحدد مدى نشاط أى كائن منها . فمقدار الفائدة من إنتاج مضاد حيوى للفطر (A) ؛ يمكن أن تتحور فى الطبيعة بواسطة : (١) الأعداد النسبية للكائنات الحساسة للمضاد الحيوى الذى ينتجه الفطر (A) ؛ (٢) الأعداد النسبية للكائنات التى تستطيع تثبيط الفطر (A) وما إذا كانت حساسة أم لا للمضاد الحيوى الذى ينتجه الفطر (A) ؛ (٣) نسبة الفطريات التى تخلص منها الفطر (A) والتى تخلصت بالتالى من تضاد الفطر (A) (Park, 1960) (أنظر شكل ٨٩) .

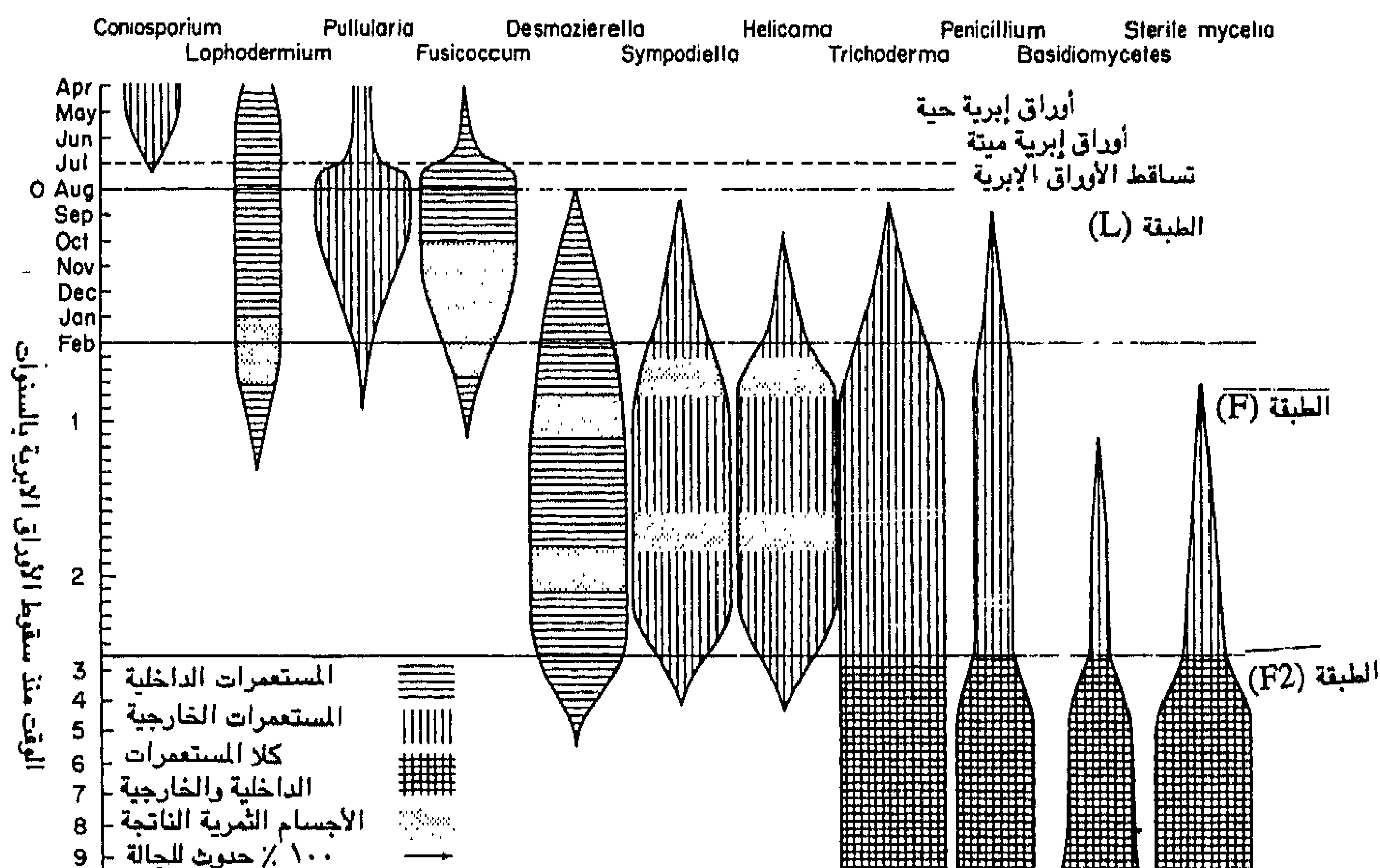


شكل (٨٩) : أوضاع إفتراضية بحيث لا يكون إنتاج المضاد الحيوى ذو قيمة للمنتج ، A ؛ يمين ، منتج المضاد الحيوى A غائب ومنتج المضاد الحيوى B تخلص من المنافسين الحساسين C ، D ؛ الوسط ، منتج المضاد الحيوى A يصل ، يتخلص من المنافس الحساس B ، والآن يجب أن يتنافس مع كل من غير الحساسين C ، D ؛ يسار ، كائن E غير منتج لمضاد حيوى ، فى نفس الوضع مثل A فى الوسط ، يجب أن يتنافس مع B فقط .

استعمار الطبقة التحتية وتتابعها : Substratum Colonization and Succession : كان سبق الأولوية فى دراسة استعمار الطبقة التحتية وتتابعها للعالم Garrett (1951, 1963) . والموضوعات والمصطلحات الموجودة فيما يلى هى مأخوذة من أعماله .

عند إعادة تجديد النشاط ، يكون الفطر قادرا علي إختراق وتحليل أى من المواد الغذائية فى الطبقة التحتية التى يمكنه استخدامها . وطالما كانت المادة الغذائية التى يستطيع استهلاكها كافية ، فإن الفطر ينمو بنشاط ؛ ولكنه سيتحول إلى الصورة الكامنة عندما تستهلك هذه المواد الغذائية بصفة خاصة . وقد يبقى فى الطبقة التحتية موادا غذائية عديدة يمكن لفطريات أخرى استهلاكها ، ويجب أن تستعمر هذه الفطريات الطبقة التحتية حينئذ وتستهلك ما بها من مواد غذائية يمكنها استخدامها . وسيستمر تعاقب الفطريات هذا حتى تتحلل الطبقة التحتية تماما أو تنهك (شكل ٩٠) . وكأساس ، يشابه تعاقب الفطريات على الطبقة التحتية تعاقب النباتات الراقية على الأرض لأنه فى كل من الحالتين تتغير الكائنات بتغير الظروف البيئية . وعلى عكس تعاقب النباتات الراقية ، فإن تعاقب الفطريات يفرغ الوسط ويجعله أقل كفاءة لنمو كائنات أخرى ، فى حين تعاقب النباتات الراقية يحسن الوسط باستمرار ويجعله أكثر ملاءمة لنمو نباتات أخرى .

ويحدث تعاقب الفطريات بصورة شائعة فى الطبيعة ويمكن ملاحظته على الأجزاء النباتية التى تبقى وقتيا فوق الأرض (الأشجار الميتة القائمة أو السوق العشبية) ، أو على سطح الأرض (كتل الأخشاب ، أغلفة الثمار ، الأوراق) ، أو التى توجد نشأتها داخل التربة (الجذور) (Hudson, 1968) .



شكل (٩٠) : تعاقب الفطريات على أوراق الصنوبر *Pinus sylvestris* فى كومة ، توضح نسبة تواجد كل جنس وعلاقاتها المؤقتة . يلاحظ أن الفطريات السكرية غير موجودة فى هذا التعاقب .

وتعتبر الفطريات بصفة خاصة هامة فى تحطيم بقايا النباتات ، ولهذا السبب فإن تعاقب الفطريات على طبقة تحتية لنبات لها أهمية خاصة . وفى نفس الوقت يحدث تعاقب بكتيرى ولحيوانات التربة على الطبقة التحتية على طول الخط مع الفطريات . وعادة يبدأ التعاقب الفطرى حتى قبل حدوث الموت . وعلى عكس الحيوانات ، فإن النباتات عادة لا تموت موتا مفاجئا باستثناء حالات الحوادث مثل الفياضانات أو الحريق ، ولكن جذورا أو أفرعا فردية تموت كما أن الأوراق

تتساقط . وبخلاف الموت المفاجئ ، فإن النبات يدخل فى فترة تدهور تدريجى ، ربما بسبب مهاجمة طفيل نباتى عالى التخصص أو ظروف النمو غير الملائمة . وفى هذه الحالات ، يكون النبات مريضا أو يدخل فى مرحلة موت تدريجى . والأنسجة عالية القابلية لأن تغزوها فطريات غير متخصصة نسبيا كطفيليات . وحقيقة لا يوجد نسيج نباتى مسن خال من الطفيليات ، كما هو الحال فى الجذور الميتة أو حتى فى أوراق الخريف قبل سقوطها ، وحتى تلك الأجزاء المنعزلة من النبات قد تكون مريضة . وبموت النبات كلية أو جزء منه ، فإن الطفيل قد يعيش ترمميا . وفى جميع الحالات تقريبا ، تكون الطفيليات هم الغزاه الرواد أو الأوائل للطبقة التحتية للنسيج النباتى .

والفطريات السكرية Sugar fungi توجد إما فى نفس الوقت مع المتطفلة أو تليها فى التعاقب بعد ذلك ، وهى التى تغزو فجأة الطبقة التحتية بعد تمام موت النبات ، والتى توجد فى أو على التربة .

والفطريا السكرية عادة هى أفراد من الميوكورالات وذات قدرة على أيض السكريات المتاحة وكذلك المركبات الكربونية البسيطة . وتتنافس هذه الفطريات الغازية ليس فقط على مصدر الكربون ولكن أيضا على الأكسيجين المتاح والمواد الغذائية الأخرى مثل النيتروجين ، الفوسفور ، والبوتاسيوم . وهذه الفطريات يمكنها أن تسود البيئة لأن جراثيمها تنبت سريعا عند وجود طبقة تحتية كما أن خيوطها الفطرية ذات معدل نمو سريع ، وينتج عن كليهما انفجار مفاجئ فى النشاط . وفى النهاية تقضى هذه المجموعة على نفسها من فوق الطبقة التحتية لأنها حساسة لتجمع نواتج أيضها الجانبية ، وخاصة ثانى أكسيد الكربون . ويتبع ذلك تكوين التراكيبب الكامنة وأطوار الراحة . وتشير حالة من *Pythium*

mamillatum أن هذه الفطريات يمكن أن يتحدد نموها فى المراحل الأولى من الاستعمار وقبل تجمع نواتج الأيض السامة . فالفطر *P. mamillatum* يستعمر طبقة تحتية بكر ، ولكن استعمارة يتقهقر إذا كانت الطبقة التحتية قد استعمرت قبله (Barton, 1960) .

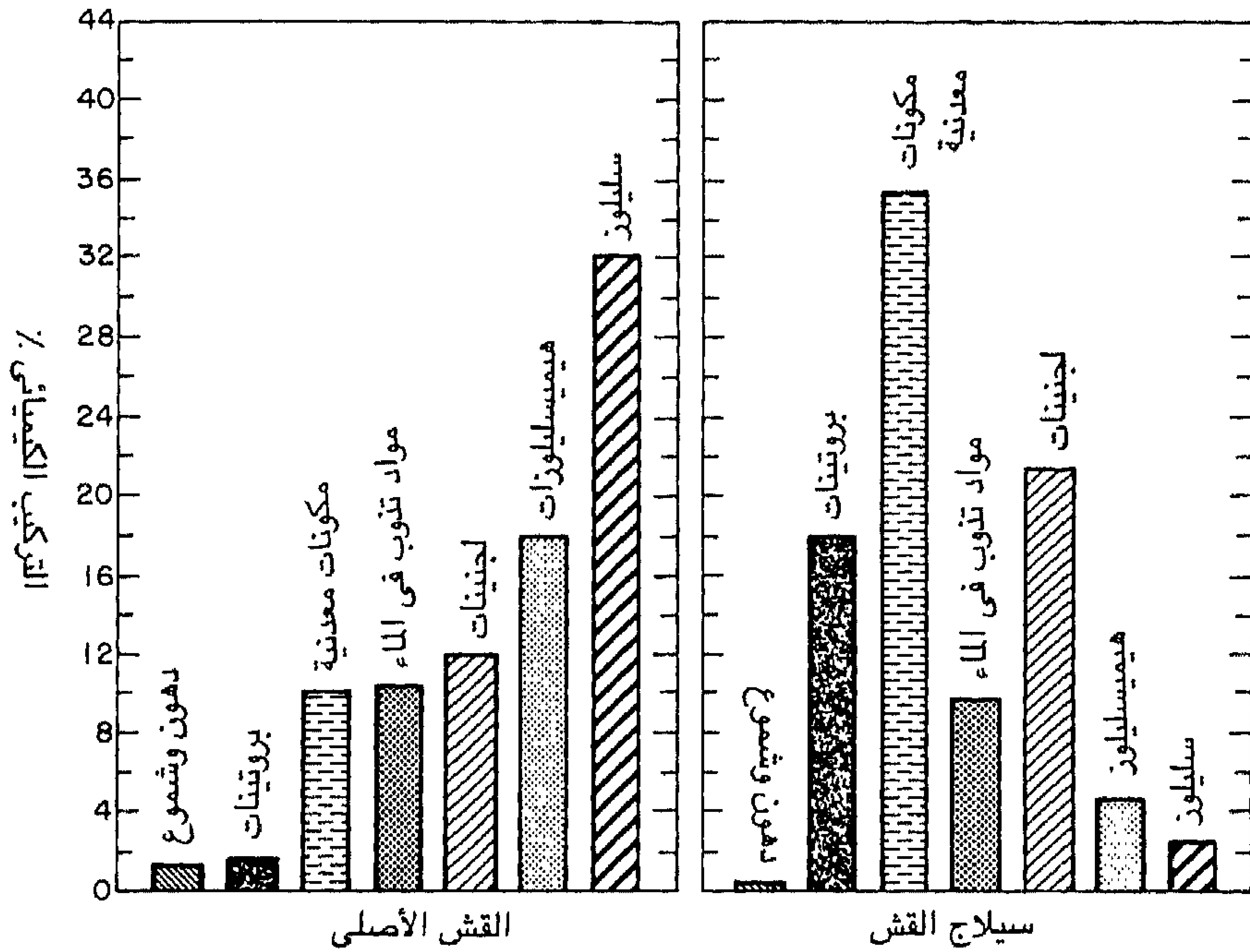
وتتكون المرحلة التالية من التعاقب من الاستعمار بواسطة الفطريات المحللة للسليلوز والتى قد تتداخل مع الفطريات السكرية أو تعقبها . والفطريات المحللة للسليلوز هى دائما فطريات بازيدية ، ولكنها أيضا تشمل الكيتريدات وأفراد من الفطريات الديتيرية والفطريات الأسكية . وليس لهذه الفطريات أفضلية فى التنافس على طبقة تحتية تفتقر نوعا ما للسكريات البسيطة المتاحة المجهزة والمواد الغذائية مثل النيتروجين . فمحللات السليلوز تقوم بتحليل جزئى السليلوز الى سيللوبيوز ثم إلى جلوكوز ، الذى يمكنها تمثيله . ويحدث التحليل المائى للسليلوز خارجيا ، وتصبح الصور الأبسط حرة بالقرب من الميسليوم قبل امتصاصها وتمثيلها . وعديد من الفطريات السكرية الثانوية لا تكون لها القدرة على تكسير السليلوز ، فهى تبقى قريبة من الفطريات المحللة للسليلوز وتتغذى على الكربوهيدرات البسيطة على طول الخط مع محللات السليلوز . ويمكن للفطريات السكرية الثانوية ومحللات السليلوز أن يكونا السابقين فى استعمار الطبقة التحتية الحديثة ولكنهما لا يستطيعان المنافسة مع خاصية الاستعمار السريع التى تملكه الفطريات السكرية الأولية . والفطريات فى هذه المرحلة من التعاقب يقل نموها بانهاك الغذاء المتاح .

والمادة السائدة التى تترك بعد قلة نمو الفطريات المحللة للسليلوز هى اللجنين . واللجنين هو المكون الأساسى للدوبال (يكون ٣٠ – ٦٠ ٪ منه ، مقارنة بنسبته فى النبات الأصلى ١٠ – ٣٠ ٪) ويتجمع اللجنين لأنه لا توجد إلا فطريات

قليلة نسبيا ذات المقدرة القوية على تحليله ؛ وجميعها من الفطريات البازيدية الراقية (شكل ٩١) . ويوجد تنافس بسيطب نسبيا في هذه المرحلة من التعاقب حيث أن الطبقة التحتية خالية فعلا من الغذاء الجاهز الذى يمكن الحصول عليه بواسطة فطريات أخرى ، وبذلك تعطى فطريات اللجنين الأفضلية . وقد تتقاتل فطريات اللجنين من أجل نقص الغذاء عن طريق تكوين جهاز ميسليومى كثيف والذى يمكن أن ينتقل الغذاء خلاله من جزء لآخر أو من قاعدة غذائية لأخرى . وعلى العكس من الفطريات السكرية قصيرة العمر والتى تصبح كامنة لحين توفر الغذاء ، فإن محللات اللجنين (وبعض محللات السليلوز) تكوّن إما أذرعا ميسليومية أو أشكال جذور ؛ والتى تسافر نشطة من طبقة تحتية لأخرى . ومن الحالات الفريدة التى يمكن لفطر محلل للجنين أن يؤسس نفسه مبكرا هى فقط ومع صعوبة تأتى مع الفطر *Agaricus brunnescens* . وتجاريا ، ينمو الفطر *A. brunnescens* فقط على السماد الأخضر (السيلاج) الذى يكون فى المراحل المتأخرة من تحلله ؛ إذ تزداد نسبة اللجنين وتتناقص المواد القابلة للتحلل (سكريات ، هيميسليلوزات ..... الخ) ، وبذلك يصبح السيلاج غير ملائم للمنافسات المحتمل وجودها (شكل ٩١) .

تلف المواد بواسطة الفطريات : Deterioration of Materials by Fungi

إن الكثير من المواد المستخدمة بواسطة الانسان لصناعة منتجاته هى من أصل نباتى أو حيوانى . وهذه تتضمن الخشب ومنتجات الأخشاب ، الورق ، القطن ، والصناعات الصوفية ، والجلود ، والمنتجات الغذائية . وأى من أجزاء النبات أو الحيوان المستخدمة لصناعة هذه السلع تلتقى بالفطريات كثيرا فى الطبيعة ، وأى من هذه المنتجات يمكن أن يدعم النمو لفطريات رمية إذا كانت الظروف البيئة مناسبة . وبالإضافة ، فقد لاتكون المنتجات المصنعة الأخرى ناتجة



شكل (٩١) : مقارنة بين التركيب الكيميائى لقش الشوفان والسيلاج المحضر منه .

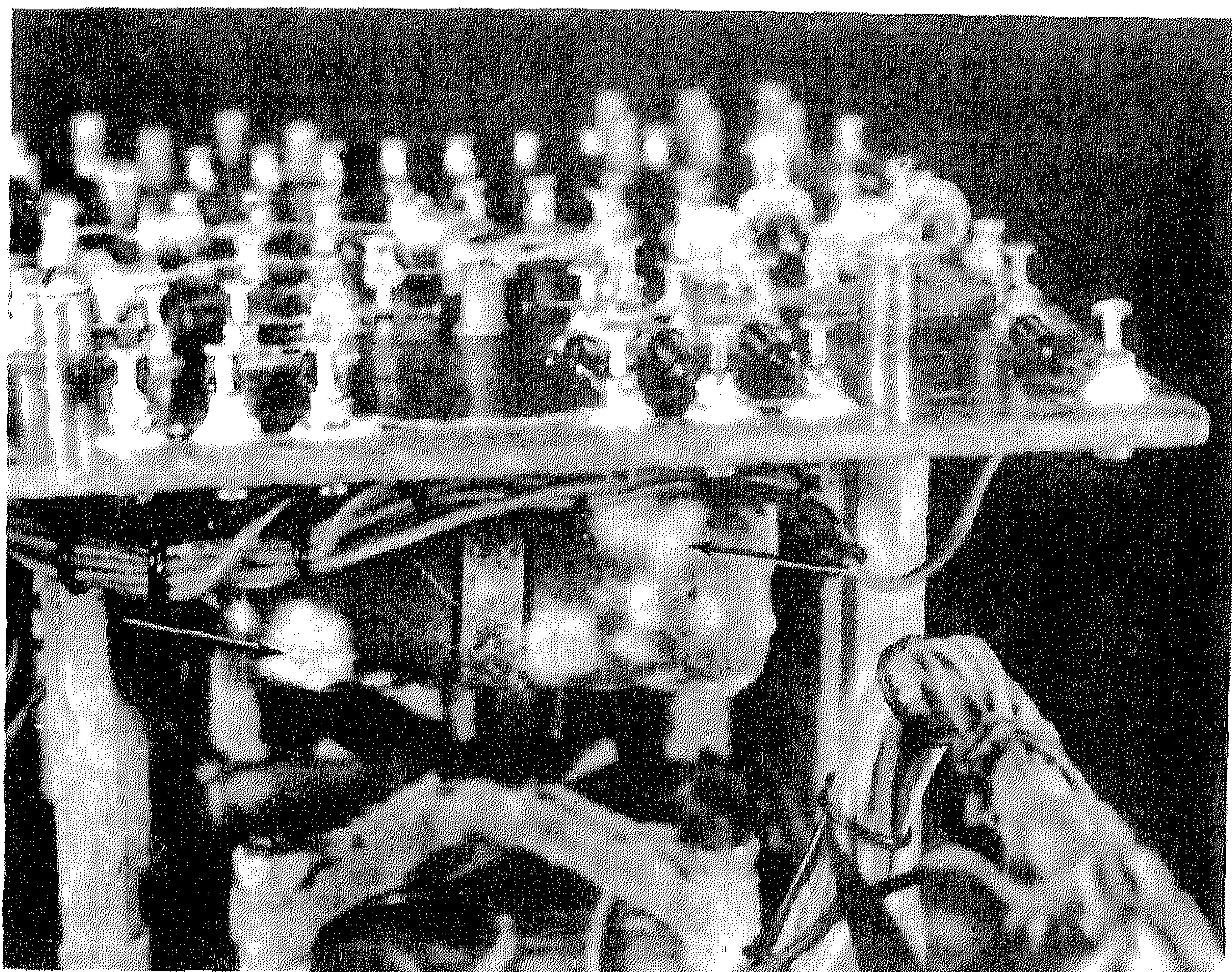
مباشرة عن جزء نباتى أو حيوانى ولكنها ومع ذلك تدعم نمو فطريات رمية . والمنتجات من هذا النوع تشمل البلاستيكات والألوان .

ونمو الفطريات على هذه المنتجات هو علاقة بين الطفيل والطبقة التحتية ، حيث تهاجم الفطريات البضائع التى يمكنها تقديم الغذاء طالما سادت ظروفا بيئية مناسبة . وعموما ، فهجوم الفطر يناسبه رطوبة نسبية عالية أو رطوبة غزيرة ودرجات حرارة دافئة . وللكثير من البضائع - عموما - تكون الرطوبة النسبية المنخفضة العادية والرطوبة فقط كافيين لوقف النمو الفطرى .

لقد توصلنا إلى أن نمو الفطريات الرمية يؤدى إلى التحلل فى الطبيعة وأن تحلل المواد الطبيعية ضرورى لإزالة المنتجات التالفة (القمامة) ولاعادة دورة مكونات هذه المواد . وبنفس الطريقة ، فإن تحلل بضائع البشر التى غالبا تجد طريقها للالقاء فى المهملات يكون ضروريا لإزالة المنتجات الحضارية . إن الفطريات والكائنات الحية الدقيقة الأخرى تلعب دورا فى تحلل الورق ، البلاستيك ، والمواد الأخرى التى يستخدمها الإنسان . وعلى أى حال ، فإذا وجدت الفطريات الرمية طريقها للسلعة التى لم تستبعد ، فإن التلف ينشأ . ويمكن تعريف التلف بأنه اختزال فى الخواص المفيدة لهذه البضائع بسبب تحللها الجزئى .

ودور الفطريات فى اتلاف البضائع شهير منذ زمن بعيد . فمن الأمور الطبيعية مشاهدة زغبا أو أعفانا (عادة أحد أفراد الفطريات الديتيرية) على الأحذية أو الكتب التى تركت فى مكان رطب أو أن تلاحظ ثمرة بازيدية على كتلة خشبية عطبة . وأثناء الحرب العالمية الثانية ، أصبح التلف بواسطة الفطريات فى المناطق الاستوائية مشكلة خطيرة جدا لدرجة أن اهتماما أكثر إتجه إلى هذا الموضوع . لقد كانت فرقا عسكرية كثيرة موجودة فى هذه المناطق حيث كانت الرطوبة عالية ، المطر دائم الانهمار ، ودرجات الحرارة العالية سائدة . وناسبت هذه الظروف النمو الممتع للفطريات على جميع أنواع السلع . ولقد حطمت الفطريات وأتلفت قماش الخيام ، البضائع الجلدية مثل الأحذية والحقائب ، الملابس ، صناديق التخزين ، الأجهزة الكهربائية (شكل ٩٢) ، المنتجات المطاطية والبلاستيكية ، والأجهزة البصرية . إن فطر «الكيروسين» *Cladosporium* ، كانت له القدرة على النمو على خزانات وناقلات الكيروسين كما سبب تآكل الألومنيوم

(Hendey, 1964) . وفى حالات كثيرة ، لم يكن ظاهرا نمو الفطر على المنتج ، رغم أنه كان المسئول غالبا عن خمول الجنود . وفى حالات أخرى ، كانت البضائع غير صالحة للاستخدام .



شكل (٩٢) : نمو فطرى (الأسهم) على جهاز كهربائى .

يتضح من المقطع السابق أن الفطريات يمكن أن تسبب تلفا لأنوا ع عديدة من المواد . والضرر الناجم عن الفطريات هو مشكلة شائعة على الخشب والمنتجات الخشبية ، الورق ، الملابس ، والأغذية . وفيما يلى تفصيل ذلك .

الأخشاب ومنتجاتها Wood and Wood Products

تشكل الغابات أحد مصادر الثروة الطبيعية الهامة للانسان ، ويدخل الخشب فى صناعات عديدة للإنسان لايمكن حصرها . ومن طرز المواد التى تتأثر بالفطريات ، نجد أن الكم الأكبر من الضرر يحدث للأخشاب فى صورة أخشاب البناء ، الأخشاب الخام ، أو المنتجات الخشبية تامة التصنيع ، بما فيها الورق . ويحدث التلف بواسطة الحشرات ، الحلم ، الثاقبات البحرية فى الماء المالح ، ولكن الفطريات هى أخطرها جميعا .

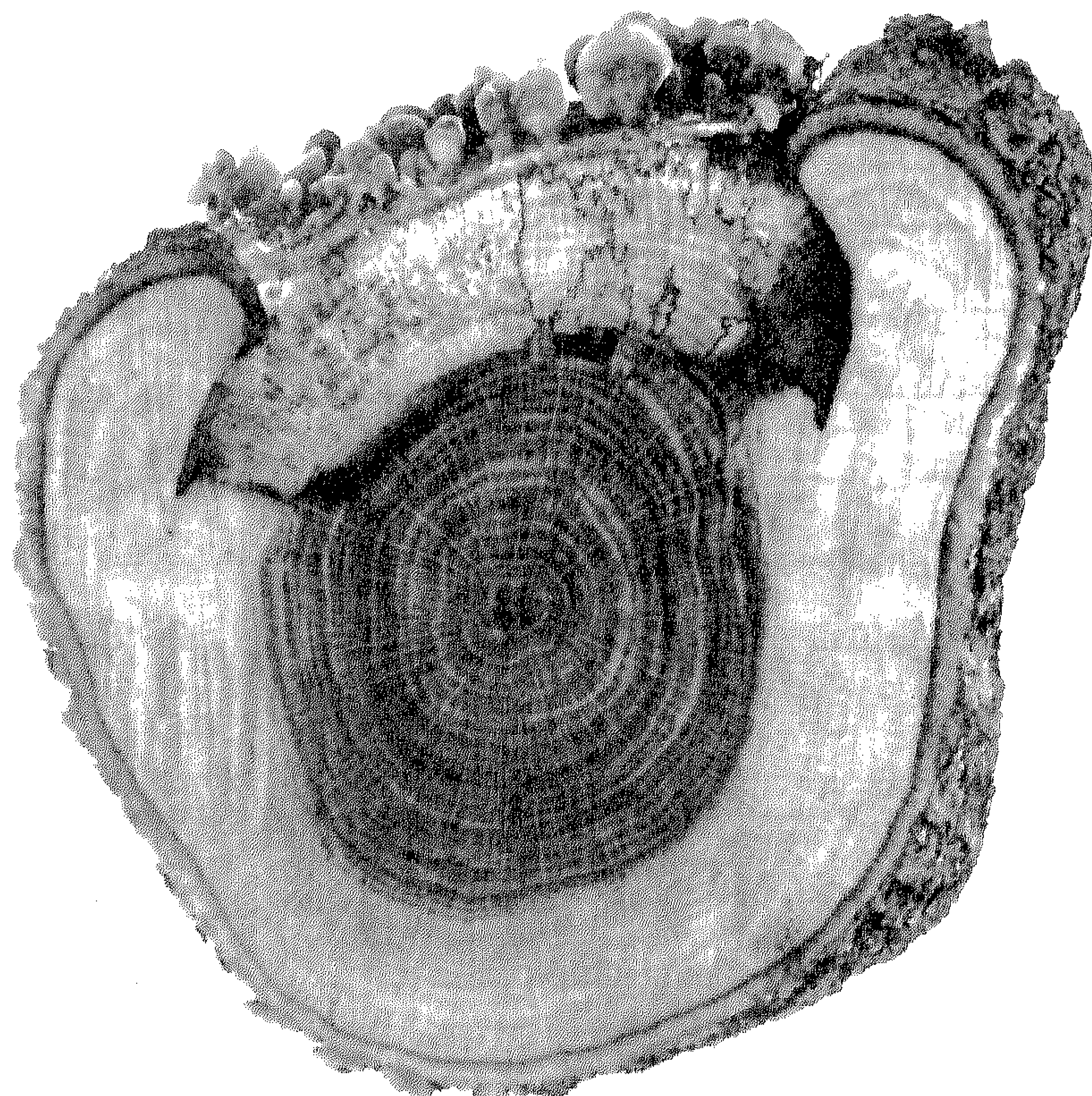
تهاجم الفطريات الخشب الصميمى فى الأشجار الحية القائمة . وهذه الفطريات مترممات فهى تهاجم وتحلل الخشب الصميمى غير الحى فى الأشجار ، والذى لا يدخل فى وظائف الخشب الرخو الحى . ومثل هذه الأشجار المصابة تكون ضعيفة البناء وتواجه موتا مبكرا بسبب تحطيم الخشب الصميمى . وفى أى حالة ، يشق الخشب الصميمى المصاب فلا يكون مناسبا أو مفيدا . والفطريات التى تهاجم الخشب الصميمى هى الفطريات البازيدية ، وعادة الأفيللوفورالات ؛ ويجب أن تقسم إلى (١) فطريات «العفن البنى» التى تزيل الكربوهيدرات التركيبية (السليلوز والهيميسليلوز) وتترك اللجنين غير متغير نسبيا ، (٢) فطريات «العفن الأبيض» التى تهاجم اللجنين أساسا ولكنها أيضا تزيل كمية بسيطة من كربوهيدرات البناء ، مؤدية إلى ابيضاض الخشب .

والخشب الخام ، فى صورة كتل أو ألواح يجهز بالتجفيف بالهواء أو فى فرن لتخليصه من الرطوبة الزائدة . والكتل والألواح الخشبية تكون عرضة للمهاجمة بواسطة عدد كبير من الفطريات ، خاصة أثناء المراحل الأولى من التجهيز

بالتجفيف بالهواء بينما لا يزال الخشب ذو محتوى عالى من الرطوبة . ويتم التجفيف بالهواء عادة بتجميع الخشب فى الخلاء . ويجب أخذ الحيطة فى ترتيبه بحيث يسمح بمرور الهواء بحرية خلاله وأن يرفع عن الأرض قدر الامكان . وإذا تجمعت الرطوبة ، سواء بين الخشب أو قرب الأرض ، فإن الظروف الملائمة لنمو الفطريات تتولد . والفطريات التى تنمو تحت هذه الظروف هى عادة الفطريات الديتيرية والأسكية التى تعيش على محتويات الخلية وتسبب غالبا تغير اللون (صبغ) للخشب . والصبغة قد تكون صفراء ، بنية ، أو زرقاء وقد يكون اللون نتيجة إما لميسليوم الفطر داخل الخشب أو للنواتج الجانبية الملونة . ومن هذه الفطريات ماينتج مستعمرات ظاهرة (بشكل العفن) على الخشب دون تلوينه ، وهذه يمكن إزالتها ببساطة . والخشب الذى تم غزوه بأى من طرز هذه الفطريات الظاهرة يمكن أن يستخدم فى مختلف الأغراض ، باستثناء تلك التى تكون مرئية باستمرار (مثل الأثاث .... الخ) أو إذا كانت بقايا الميسليوم أو الجراثيم ستلوث الغذاء . وإضافة لما سبق ، فقد يتم غزو الخشب بواسطة الفطريات البازيدية المسببة للتحلل والتى تحلل الخشب ، جاعلة إياه غير مرغوب فى أغراض البناء . وعموما تتشابه الفطريات التى تهاجم الخشب فى فسيولوجيتها لتلك التى تسبب عفن القلب ، ولكنها كائنات مختلفة . والخشب الرخو يكون عرضة للتحلل فى هذه المراحل (شكل ٩٣) .

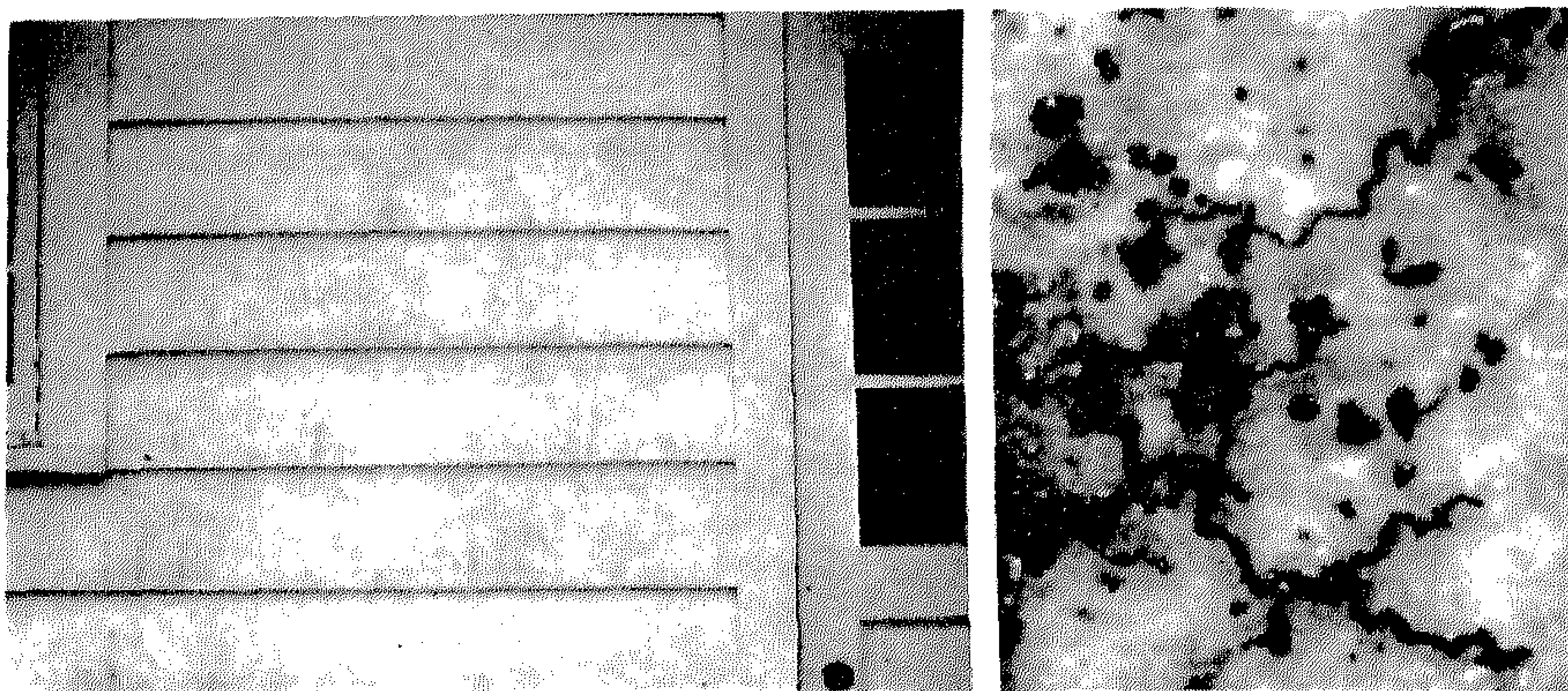
وتتناقص القابلية للهجوم الفطرى عندما يصبح المحتوى الرطوبى للخشب أقل من النقطة التى يكون فيها الماء الحر داخل الخلية قد ذهب ، عادة بين ٢٥ - ٣٠٪ محتوى رطوبى . وباستكمال التجفيف حتى ٢٠ ٪ رطوبة أو أقل ، يكون الخشب فى العادة منيعا لهجوم الفطريات . والاستثناءات لما سبق هى (١) الغزو

بفطريات العفن الجاف ، مثل الفطر *Merulius lacrymans* ، الذى ينقل الماء من الطبقة التحتية الرطبة إلى ميسليومه ، مسببا عطب الأخشاب القائمة فى الأبنية ؛ (٢) الخشب الذى طمر فى الماء أو الطين حيث تسود ظروف لاهوائية ، كدعامات الكبارى على القنوات ، فيمنع نمو الفطر .



شكل (٩٣) : عفن على كتلة بلوط خشبية تسبب بواسطة الفطر *Polyporus versicolor* . لاحظ الثمار البازيدية على سطح الكتلة الخشبية والخشب الرخو المتعفن فى المنطقة التى تم اختراقها بواسطة الميسليوم .

وبخصوص الكثير من المنتجات الخشبية التى ستظل طبيعيا تحت ظروف جافة (مثل علب التغليف ، الأثاث ، والخشب المستخدم داخل الغرف) فليس هناك ما يدعو لمعاملات أخرى بجانب التجهيز بالتجفيف لمنع التحلل بواسطة الفطريات . فنمو أى ميسليوم متبقى يتوقف طالما ظل المحتوى الرطوبى تحت ٢٠٪ ، رغم أنه يمكن أن يصبح نشطا إذا ما توفرت رطوبة كافية . أما الخشب المستهدف لاستخدامات عديدة بحيث سيكون معرضا لرطوبة نسبية عالية ورطوبة حرة (خاصة بجوار الأرض) يتطلب معاملة اضافية بمادة كيميائية حافظة لمنع التحلل . وفى عام ١٩٥١ ، عومل ٢٨٩ مليون قدم مكعب من الخشب فى الولايات المتحدة (Hunt and Garrat, 1953) . ويجب أن تتضمن المعاملة إضافة سريوسوت القطران البارد تحت ضغط للخشب الذى سيستخدم متصلا بالأرض أو الماء (مثل أعمدة التليفون ، أعمدة الأسوار ، روابط قضبان السكك الحديدة ، دعامات الأبنية ، ..... الخ) . وتعتبر المعاملة بزيت سريوسوت هى أكثرها تأثيرا لمنع التحلل ، ولكن لا يمكن استخدامها فى الحالات التى ستدهن أو فى الأماكن التى تعرض فيها الأشياء لسببين الرائحة والمظهر . أما الأماكن التى يمكن استخدام مثل هذا الخشب فيها فهى عربات السكك الحديدية ، الأجزاء المعرضة للهواء ، القوارب ، وأعمدة الأبنية . ومن المعاملات الفعالة هى اضافة خليط من ٥٪ خامس كلوريد الفينول pentachlorophenol ، ٩٥ ٪ حامل زيتى إلى الخشب ، ويتم ذلك عادة بطمر الخشب فى المادة الكيميائية لفترة ملائمة من الوقت أو تحت ضغط . والدهانات العادية ، الورنيش ، والأصباغ المستخدمة والتى ينال الخشب جزءا بسيطا منها ، فإنها لا تعطى قيمة وقائية للخشب من التحلل أكثر من منع اختراق الماء لسطحة (شكل ٩٤) .



شكل (٩٤) : التلف الفطرى للدهان على الخشب . يسار ، شكل الضرر الطبيعى للدهان . يمين ، الجراثيم النابتة للفطر *pullularia pullulans* الأكثر مصاحبة لتلف الدهانات .

الـــــــورق : Paper :

إن الورق ومواده الخام قابلان للاصابة بهجوم الفطر فى أى مرحلة من مراحل تصنيع الورق . وخشب القلب (٩٠ ٪ من مادة الورق الخام) يجب تداوله بعناية أثناء تخزينه خارج الأبواب عند نبات الورق للهروب من هجوم الفطر . وعطب خشب القلب يقلل إنتاج اللب ويحطم الألياف مما يؤدى إلى ٧٥ ٪ نقص فى قوة المنتج النهائى إذا استخدم فى صناعة الورق (Gascoigne and Gascoigne, 1960) وأثناء التصنيع ، يتحول خشب القلب إلى لب بالطحن الميكانيكى أو بالمعاملة الكيميائية بالكبريتيت ، بالصودا ، أو بالكبريتات والتى تفكك ألياف السليلوز . واللب قابل لمهاجمة الفطر أثناء التخزين بواسطة فطريات العفن العادية وفطريات تحلل الخشب التى تقابله فى المخزن . وأخطر مشكلة هى تكوين

الهلام اللزج فى معلق مائى فى اللب بواسطة البكتيريا ، وبصورة أقل بواسطة الفطر . والهلام اللزج – يحتمل أن يكون أحد ناتجات هضم الهيميسليلوز – يحطم الورق المصنوع من اللب بأن يلونه أو بتكوين بقعا لامعة عاكسة عليه (شكل ٩٥) . والفطريات التى عزلت من الهلام تشمل *Penicillium* ، *Cladosporium* ، *Trichoderma* ، *Mucor* . وهناك ضرر آخر يوجد أثناء التصنيع بسبب فطريات البياض ، ويؤدى إلى تلون مخزون الورق .



شكل (٩٥) : تبقع أوراق تم تصنيعها نتج عن هلام لزج يوجد طوال العملية .

وإذا تم تصنيع الورق ، فإنه يعتبر طبقة تحتية مناسبة للفطريات السليلوزية التى تسبب تلونا (أصفر ، بنى ، أو اسود) ؛ وتبقعات بفطريات البياض أو تحلل الورق ويتعرض الورق لمثل هذه الهجمات إذا لم يتسخدم باستمرار أو ترك فى مكان رطب جدا ، بعكس بعض المخازن الجيدة . وقد عزلت أنواع عديدة من الفطريات من الورق ، وغالبيتها أفراد من الفطريات الديتيرية (الناقصة) . ودائما يوجد جنسى *Aspergillus* ، *Penicillium* . وإذا استخدم الورق تحت ظروف معاكسة فإنه يجب حمايته من الفطريات بواسطة إضافة كمية بسيطة من مبيد فطرى داخل الورق أثناء تصنيعه .

المنسوجات : Textiles :

تتكون المنسوجات أو الخيوط المصنوعة من الكتان ، القطن ، القنب ، أو الجوت كلية من السليلوز وهى موضع هجوم بالفطريات السليلوزية ، خاصة خارج البيت أو تحت ظروف الرطوبة العالية . وتشمل الفطريات السليلوزية التى تهاجم المنسوجات *Aspergillus* spp. ، *Chaetomium globosum* ، *Cladosporium herbarium* ، *Humicola* . والفطر البحرى *Zalerion* – أحد أفراد الفطريات الديتيرية – خطير جدا على القلاع والأحبال المستخدمة فى ماء البحر . وينتج الضرر الأساسى للمنسوجات عن الروائح العفنة ، التبقع وتغير اللون ، عدم طرد الماء ، فقد المتانة ، ونقص المرونة . والصبغ ، سواء من إنتاج الأصباغ أو وجود تراكيب فطرية ، هو التأثير الذى يعترض عليه عادة . والمصنوعات المتوقع أنها ستتعرض لظروف بيئية معاكسة (الخيام ، الأحبال ، الشباك ، حقائب الرمال ..... الخ) والتى ستكون محل هجوم فطرى ، يجب أن تعامل أثناء الصناعة بمبيد فطرى ، مثل محلول مائى من نفثينات النحاس .

والملبوسات الصوفية قد تهاجم بواسطة الفطريات ، ولكن فطريات قليلة نسبيا هى التى تهاجم الصوف ويكون الضرر عادة بسيطا بالمقارنة بضرر الفطريات على القطن . وجنسى *Microsporum* ، *Trichophyton* وغيرهما من محللات الصوف هى دائما مرتبطة بتلك الفطريات المسببة للأمراض الجلدية (أنظر الفصل السادس) .

عفن الغذاء والسموم الفطرية : Food Spoilage and Mycotoxins

كل أنواع الغذاء تعتبر مواضع هجوم بالفطريات المختلفة . فقد يكون الغذاء ببساطة غير مستساغ عن طريق تغير لونه (كما فى الأرز) ، بانتاج رائحة منفرة (رائحة الرطوبة فى القهوة) ، أو عن طريق فقد الشهية عند مشاهدة نمو فطرى عليه . والقيمة الغذائية تقل عادة ، خاصة تلك للدهون ، الكربوهيدرات ، والبروتينات . وفى أغلب الأحيان ، لايكون الغذاء صالحا للاستهلاك إذا كان مصابا بالعفن الظاهر أو المحتوى على سموم الفطر . وتعزى الخسائر أثناء تخزين وتسويق الغذاء لأضرار ميكانيكية ، القِدَم الزمنى ، والتحلل . والفطريات هى العوامل المسئولة دائما عن التحلل .

وتعانى الفاكهة والخضر من عدوى الفطريات أثناء التخزين ، النقل ، والتسويق . والفطريات التى تهاجم الفواكه والخضروات قد تكون طفيليات حقلية ، إضافة إلى تلك الفطريات التى تحدث باستمرار فى المخزن ومن الأمثلة الشائعة لفطريات التخزين الفطر *Penicillium digetatum* على ثمار الحمضيات والفطر *Rhizopus stolonifer* على البطاطا الحلوة وخضروات أخرى .

والكائنات الحية الدقيقة التى توجد فى منتجات الألبان هى عادة بكتيريا ، رغم

وجود الفطريات أيضا وهى بالمناسبة تسبب تلف المنتج . والفطريات التى توجد فى اللبن ، الزبدة ، والجبن هى أساسا خمائر وفطريات ديتيرية (*Geotrichum candidum* ، *Penicillium* ، *Alternaria* ، *Cladosporium*) . والمشكلة الدائمة التى تسببها هذه الفطريات هى تكون رائحة أو طعما غير مرغوبين أو نزع النكهة من المنتج .

والفواكه المجففة محبة بصفة خاصة لدعم نمو الخمائر على أسطحها حيث تتجمع مواد سكرية فى العادة . وتؤدى العدوى بالخميرة عادة إلى تخمر القراصيا المجففة سواء فى المخزن أو العلب ، وتخمر البلح بعد تعبئته .

وربما يكون أشهر مثل للفطريات على الخبز الفطر *Rhizopus stolonifer* «عفن الخبز» وتحدث فطريات عديدة أخرى على الخبز ، جاعلة إياه غير قابل للاستعمال سريعا إذا كانت الظروف السائدة مناسبة لنمو الفطريات . ويحاول الخباز حفظ منتجاته خالية من التلوث الجرثومى قدر الامكان وأن ينتج الخبز تحت ظروف نظافة خاصة . وإضافة إلى ذلك ، تضاف مواد حافظة لمنع النمو الفطرى .

السموم الفطرية فى الغذاء : Mycotoxins in Food

قد تصبح محاصيل الحبوب والعلف مصابة بالفطريات وهى لاتزال قائمة أو أثناء جفافها فى الحقل أو بعد حصادها وتخزينها . وأكثر أنواع العدوى تكون بواسطة أنواع من *Aspergillus* ، *Penicillium* ، التى لا تصيب النبات الحى عادة ؛ فهى رميات فى التربة . ويتشجع النمو الفطرى إذا بقيت الحبوب فى الحقل أثناء الجو الممطر أو بتركها لتعبر الشتاء فى الحقل ، أو فى حالة

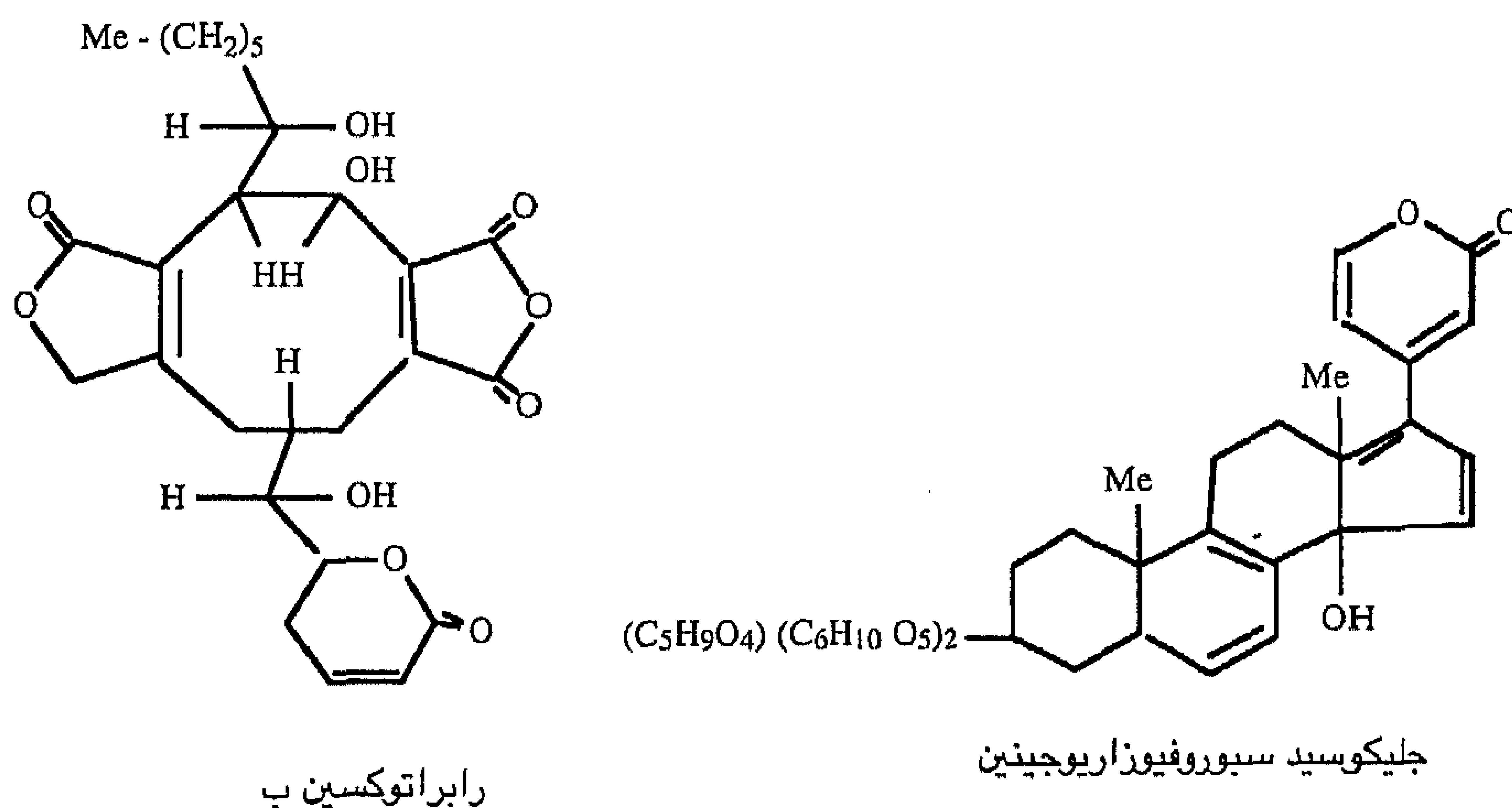
التخزين ، إذا لم تجفف الحبوب بدرجة كافية قبل التخزين ، إذا أضيرت ، أو إذا كانت مستويات الرطوبة والحرارة عالية أثناء التخزين . وتهاجم جميع الفطريات تقريبا الجنين فى الحبوب ، محطمة كلية ١٤ - ١٥ ٪ من الأجنة فى حين أنها لم تهاجم الاندوسبرم بعد . ولهذه نالفطريات تأثيرات سيئة على الحبوب ، تشمل نقص نسبة الانبات ؛ تلون الأجنة التى تظهر كنقط سوداء فى الدقيق المطحون وقد ينتج عنها طعم غير مستساغ ؛ أو تنتج سموما .

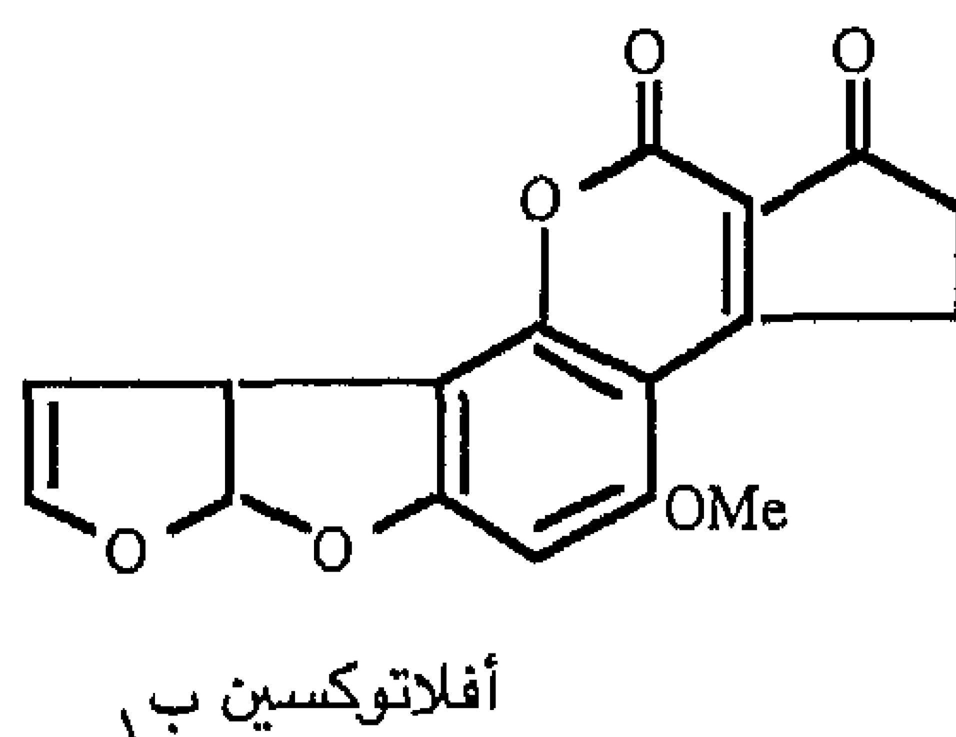
وقد تسبب السموم أمراضا خطيرة أو موتا للحيوانات أو للإنسان الذين يأكلون الحبوب العفنة ، الدريس ، أو القش . فعلى سبيل المثال ، قد تغزو أنواع من *Penicillium* ، *Aspergillus* نباتات الذرة القائمة أو الساقطة أواخر الصيف أو أوائل الخريف ، خاصة إذا كان الجو مطيرا . هذه الذرة المتعفنة هى المسئولة عن مرض تسمم الذرة المتعفن فى الخنازير وقطعان الماشية حين يقدم لها كعلف فى الحقل أو يدخل فى صناعة علف لها . وترجع السمية فى هذا المرض إلى النزيف ، تلف الكبد ، ثم الموت . والمثال الثانى هو تسمم الخيول التى تربط فى الاسطبل وتغذى على عشب رطب نمى عليه الفطر *Dendrodochium toxicum* . ويكون فعل السم عادة على العصب المركزى والجهاز الوعائى وينتج عنه الموت السريع (Brook and White, 1966) .

وأكثر الأمثلة معرفة عن تسمم البشر بواسطة الحبوب المتعفنة ينتج فى حالة تعرف بتسمم ألوكيا للهضم ، والذى ينتج عنه خلل فى الجهاز الدورى . وقد لوحظت هذه الحالة بصورة طارئة فى التجمعات السكانية فى سيبريا وكانت واسعة الانتشار فى السنوات ١٩٤١ ، ١٩٤٧ عندما نتج عن الوباء تسمم حوالى ١٠ ٪ من سكان بعض المناطق . ويحدث التسمم عندما يسمح للحبوب بعبور

الشتـاء فى الحقل قبل حصـادها . والشتـاء المعتدل المصحوب بعدة دورات من الجليد وذوبانه تلائم نمو الفطريات التى تقـاوم البرودة والقـادرة على النمـو حتى عند درجـة – ١٠ °م . ويلائم انتـاج السم درجات الحـرارة بين ١ ، ٤ °م . ورغم أن فطريات مـختلفة يمكن أن تشـارك ، إلا أن المسبب الرئيسى هو الفطر *Fusarium sporotrichoids* ، الذى ينتج عدة سموم . ويؤدى طحن الحبوب إلى إزالة الأجزاء المصـابة الخـارجيـة وكذلك غالبـية السـموم ، ولهذا السـبب فلم يكن هذا التسمم معروفا فى المناطق المتحضـرة فى روسيا ، حيث كانت تستخدم النواتج النظيفة من الحـبوب . وبأكل حـوالى ٥ر١ كجم يوميـا من الحبـوب الملوثة لمدة ٦ أسـابيع تحدث تغيرات مرضيـة فى الدم (Feuell, 1969) . وتختلف أعراض المرض لحد ما ، ولكنها دائمـا تشمل الحمى ، الصداع ، الاسـهال ، والقئ خلال الأيام القليلة الأولى . وبتقدم الحـالة ، تتحطـم عناصر تكوين الدم فى نخـاع العظام . تتناقص الصفائح الدموية ، الهيموجلوبين ، وكرات الدم البيضـاء كما تحدث بعض الحـالات غيـر الطبيعـة فى الـدم . ويوجـد ميـل شـديد للنزف فـيحـدث إدمـاء من الأنف ، البلعوم ، المرئ ، أو نزيف داخلى فى أعضـاء مثل الرئتين ، الكبد ، أو المخ . كما يحـدث نزيف دمـوى على الجلد كنتيـجـة للهـرش ، كمـا تظهر قـرحـا دمـوية على الغشاء المخـاطى . بعد ذلك يحدث انتفـاخ فى الغدد الليمفـاوية ، ويؤشـر ذلك إلى حـدوث الموت فـجـأة بسـد البلعوم . وهذه الحـالة متـقدمة نسـبيا وشـديدة ، ولكن الشفـاء يمكن التوصل إليه إذا عرفت الأعراض مبكرا ولم يتناول المريض حبـوبا ملوثة ثانية . كما تشمل المقاومة أيضا توعية الشعب عما يجب عمله حيال الحبوب وبأخذ عينات وفحصـها (Forgacs and Carll, 1962) .

الأفلاتوكسينات : Aflatoxins : من السموم المنتجة بواسطة الفطر فى الحبوب مجموعة تعرف باسم «أفلاتوكسين» ، وجميعها لاكتونات ذات تركيب جزيئى متماثل (شكل ٩٦) ولها القدرة على احداث تغيرات مرضية مكثفة فى الكبد . وتنتج الأفلاتوكسينات بواسطة الفطر *Aspergillus flavus* وأنوا ع أخرى شديدة القرابة لجنس *Aspergillus* على المخزون من القمح ، الذرة ، الأرز ، الشعير ، الردة ، الدقيق ، فول الصويا ، والفول السوداني . وتوجد هذه الفطريات بكثرة فى التربة كمترممات ولا تغزو البذور قبل حصادها .





شكل (٩٦) : (a) السم الأساسى المسبب تسمم الذرة المتعفن المنتج بواسطة الفطر *Penicillium rubrum* (b) أحد السموم المسببة لألوكيا التسمم الهضمى ؛ (c) أشهر الأفلاتوكسينات المنتجة .

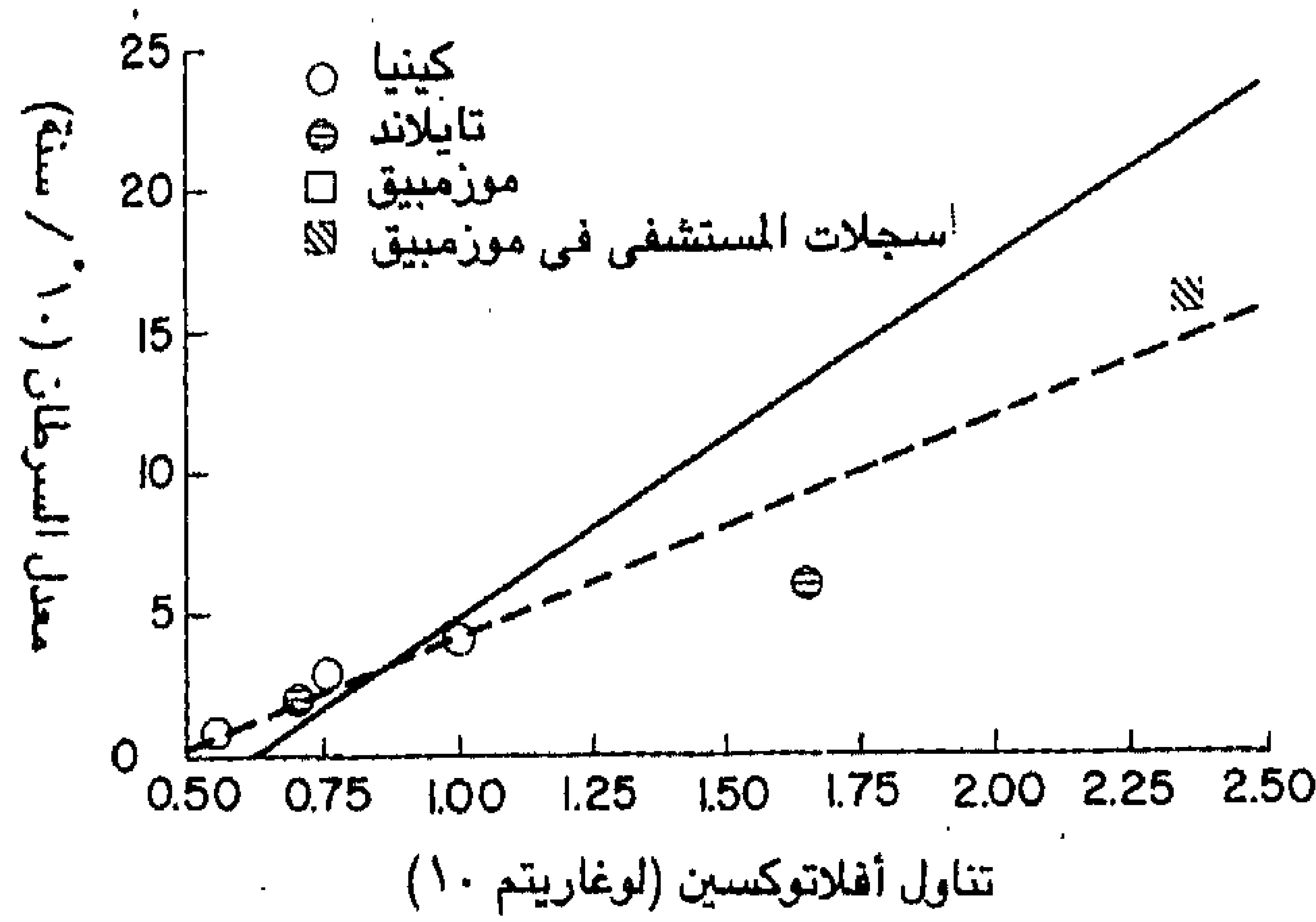
وقد اكتشفت الأفلاتوكسينات فى بداية الستينات عندما اجتمع الأطباء البيطريون ، علماء أمراض النبات ، الميكروبيولوجيون ، علماء التغذية والكيميائيون وعملوا كفريق واحد لدراسة مرض ظهر جديدا ، مرض X فى الرومى . ففى عام ١٩٦٠ مات أكثر من ١٠٠٠٠٠ ديك رومى خلال شهور قليلة فى منطقة بلندن يبلغ نصف قطرها ١٠٠ ميل ، ولكن انتشار المرض لم يتعد ذلك . ويتميز المرض بفقد الشهية ، النوم ، الغثيان ، وضعف الأجنحة . ويموت الرومى خلال أسبوع ويأخذ الموت وضعا خاصا فتكون الرأس ملقاه للخلف والأرجل ممتدة للخلف أيضا . وأظهرت الدراسات بعد ذلك أن الكبد كان متليفا وبه بقعا ميتة ، كما أن الكلى كانت منتفخة . ولم يتمكن العلماء من تحديد كائنا دقيقا ممرضا هو المسئول عن المرض واستخلصوا أن الرومى متسمم . وقد ثبت بعد ذلك أن جميع الطيور المصابة قد تغذت على غذاء منتج من مطحن خاص فى لندن . وعند طحن فول سودانى فى هذا المطحن تسببت أعراضا مماثلة فى القطيع الذى غذى عليها على سبيل التجربة . وقد استخلص السم من الطحين ووجد أنه فعال في صورته النقية . وسمى السم أفلاتوكسين aflatoxin حيث وجد أنه ينتج بواسطة الفطر *Aspergillus flavus* . وفى نفس الأثناء ظهرت حالة مماثلة فى الولايات المتحدة . فقد غذى سمك تراوت دائما بنواتج جانبية لحيوانات من المذبح ، ثم غيرت وجبته لغذاء جاف يشمل مشتقات حبوب . وبعد عامين ، لوحظ تورم فى كبد السمك عزى بالتالى إلى أفلاتوكسين فى الغذاء (Goldblatt, 1969; Halver, 1969) .

وقد لوحظت حالات مشابهة متقطعة للتسمم الناتج عن الأفلاتوكسين فى مزارع الحيوانات ووجد أنها تتسبب لوجود الأفلاتوكسين فى غذائها . وتوضح

الدراسات على الأفلاتوكسين أن عددا كبيرا من حيوانات المزرعة قابلا للتسمم به مع اختلاف درجة التأثير . فالحيوانات الصغيرة أكثر قابلية للتسمم عن الكبيرة . فعلى سبيل المثال ، تكون العجول أكثر قابلية من القطع الناضجة . والبط عمر يوم واحد هو من أكثر الحيوانات قابلية ، فى حين الأغنام الناضجة من بين الأكثر مقاومة . وأول علامة عملية للتسمم الأفلاتوكسين هو فقد الشهية ونقص الوزن . وقبل الموت بأيام قليلة ، يلاحظ أن الحيوان قد فقد لحمه ويبدو هزيلا وغير نشط . وتحدث التغيرات المرضية فى الكبد ويحتمل فى أعضاء أخرى وهى تختلف من حيوان لآخر .

ولا تموت جميع الحيوانات التى تتناول غذاءا يحتوى على الأفلاتوكسين ، ومن المهم معرفة ما إذا كان غذاء الانسان المنتج من المزارع الحيوانية يحتوى الأفلاتوكسين أم لا . وسموم الأفلاتوكسين تفرز فى البول ولا تبقى فى الأنسجة التى تستخدم عادة كلحم كما أنه لايوجد فى البيض . ومن أحد الأفلاتوكسينات ، B_1 ، يتم أيضه ويتحول إلى سم أو سموم قريبة (سموم M) وقد وجدت فى اللبن . وسموم M تظل ثابتة حتى بعد تجفيف اللبن ، ولأنها ترتبط بجزيئات الكازين ، فإنها توجد فى الجبن المصنوع من هذا اللبن (Allcroft, 1969) . ووجد أن الفئران المغذاه على لبن يحتوى على سم M تظهر تقرحات تنمو تدريجيا على الكبد (Kraybill and Shapiro, 1969) .

ويمكن ملاحظة ارتباط كبير بين استهلاك الغذاء المحتوى على الأفلاتوكسين وارتفاع حالات سرطان الكبد (شكل ٩٧) . وليس من المعروف إلى أى مدى يعتبر الأفلاتوكسين مسئولا عن سرطان الكبد أو أنه يعمل مرتبطا مع عوامل أخرى مهيئة للسموم مثل نقص الغذاء أو التطفل . وتوجد شعوب فى أجزاء من أفريقيا



شكل (٩٧) : العلاقة بين معدل تناول الأفلاتوكسين لمجموعة بشر ومعدل سرطان الكبد الأولى ؛ حصل عليها من الاحصائيات الدولية . الخط المتصل : معدل السرطان فى موزمبيق وقد حسب بمعادلة معدل الحدوث فى مناجم الذهب مقارنة بعامة الناس . الخط المتقطع : سجلات المستشفى وقد استخدمت لحساب معدل السرطان فى موزمبيق .

جنوب الصحراء ، وجنوب شرق آسيا ، اليابان ، والهند الجنوبية حيث توجد نسبة عالية من سرطان الكبد وأيضا استهلاك عال لمنتجات الحبوب التى يحتمل تلوثها بالفطر *Aspergillus flavus* . فعلى سبيل المثال ، أجرى حصر فى أثيوبيا ، حيث أن العادة هى تخزين الحبوب من موسم حصاد لآخر ، وتشمل هذه الفترة موسم الأمطار الذى يلائم النمو الفطرى . وتؤكل العصيدة المصنوعة من الحبوب المطحونة بواسطة الأمهات المرضعات ، وهذه العصيدة ومنتجات حبوب أخرى هى من الوجبات الرئيسية هناك . وبتحليل عينات عديدة من الحبوب ومنتجاتها الموجودة فى السوق المحلى ظهر أن الفطر *Aspergillus flavus* وسم أفلاتوكسين B_1 موجودين بصورة طبيعية (Kraybill and Shapiro, 1969) . وأعلى مستوى سرطان الكبد يوجد بين أفراد قبيلة البانتو فى موزمبيق ، حيث أن سرطان الكبد

الأولى يحدث بمعدل يقارب ٥٠٠ ضعف الموجود في الولايات المتحدة . ويستهلك هؤلاء الناس كميات كبيرة من طحين الذرة . وبفحص عينات من غذاء أعد لوجبة عادية ، وجد أن ٩٫٣ ٪ من عينات الغذاء تحتوى الأفلاتوكسين . وقد حسب المتوسط اليومى لتناول الانسان البالغ للأفلاتوكسين بـ ١٥ ملليجرام ، وهى أعلى جرعة أفلاتوكسين عرفت فى غذاء إنسان (Van Rensburg *et al.*, 1974) .

والمشكلة العملية هى إنتاج أغذية للانسان أو الحيوان تكون خالية من الأفلاتوكسين . وتلوث الفول السودانى هى مشكلة هامة بصفة خاصة ، لأنها تستخدم باتساع لتغذية الإنسان والحيوان وأن إنتاج الأفلاتوكسين فيها شئ طبيعى . ولهذا السبب سنركز على الفول السودانى لنوضح كيف يمكن التحكم فى مستوى الأفلاتوكسين فى الغذاء . يكون الفطر فعلا غير موجود فى الفول السودانى غير الناضج أو المزال حديثا من التربة ، ولكنه يغزوها فى فترة ما بعد الحصاد أثناء ماتزال تحتوى رطوبة عالية ويستمر فى غزوه حتى تنخفض نسبة الرطوبة إلى ١٠ ٪ أو أقل . يتشجع نمو الفطر *Aspergillus flavus* على الفول السودانى المخزون إذا جرح ، أو كان غير ناضج ، أو الرطوبة النسبية به عالية (أعلى من ٨٥ ٪) ، أو درجات الحرارة عالية (المثلى ٣٦ – ٣٨°م) أثناء التخزين (Diener and Davis, 1969) . وبهذه الطريقة يعتمد التحكم الجزئى على حصاد فول سودانى غير ناضج بطريقة لا تؤدى إلى تجريحه ، استبعاد القرون المجروحة ، تجفيف الفول السودانى سريعا بعد الحصاد ، وإبقائه عند درجات حرارة منخفضة ورطوبة نسبية منخفضة أثناء التخزين . يغزو الفطر *Aspergillus flavus* الحبوب الناقصة النمو أو التى كسرت ،، تقشرت ، أو تغير لونها مقارنة بالحبوب جيدة الحال . وبعد الحصاد ، يمكن حساب مستوى التلوث

المحتمل لعبوات الفول السودانى بتقدير البذور التى هى أقل من الحجم الطبيعى أو ليست فى حالة جيدة . ويستخدم الوزن لتقدير النسبة المئوية للحبوب الناقصة من كامل العبوة ، كما تفحص العينات بالميكروسكوب لمعرفة ما إذا كان الفطر *A. flavus* موجودا أم لا . فإذا كان الفطر مرئيا أو نسبة البذور المضارة عالية ، يستخدم الفول السودانى لصناعة الزيت ، ذلك أن الأفلاتوكسين لا يبقى فى الزيت ولكنه يترك للخلف مع الكسب ، الذى يستخدم بعد ذلك للتسميد . وبافتراض أن عبوة الفول السودانى قد مرت من هذا الاختبار ، فإنها يمكن أن تقدم كغذاء فى صورة فول مملح ، حلويات ، زبدة الفول السودانى أو كغذاء للحيوان . ويقشر الفول السودانى ، ويجب أخذ عينات أثناء التقشير واختبارها لوجود الأفلاتوكسين فإذا كانت خالية من الأفلاتوكسين استخدمت العينات للغذاء . وفى كل مرحلة يجب استبعاد الحبوب الضامرة والمكسورة . وباتباع هذه الطرق ، يمكن إنتاج منتج نهائى مثل زبدة الفول السودانى لا يمكن ملاحظة أفلاتوكسين بها وحتى لو وجدت ستكون بنسبة ضئيلة جدا وغير ضارة (Kensler and Natoli, 1969) .

الفصل الســـــادس

الفطريات كمفترسات ومتطفلات
Fungi as Predators and Parasites

تستطيع بعض الفطريات على الأقل أن تستأثر بكائن حى فعلا كمصدر للغذاء . وهذه الفطريات إما أن تكون مفترسات أو متطفلات . والمفترسات predatros تصطاد بنشاط كائن حى آخر ، ثم تقتله وتستخدمه كغذاء . أما الطفيليات parasites فتغزو نباتاً حياً*أو حيواناً حياً ، تتغذى وتتعدد بداخله على نفقة العائل ولكنها لا تعمل على راحته .

الفطريات كمفترسات : Fungi as Predators

تتحصل عديد من الفطريات على مصدر عيشها باصطياد الحيوانات (الأمبيا ، الحبليات ، حيوانات أولية أخرى ، والديدان الثعبانية) فى مصيدة خاصة ثم تتغذى عليها بعد موتها . وبذلك توجد الفطريات المفترسة predacious fungi ؛ وهى شائعة فى التربة ، الروث ، الخشب المتعفن ، الأوساط المائية ، والحزازيات بصفة خاصة . وتشكل الفطريات المفترسة رتبة زوباجالات كاملة وهى كذلك عديدة فى الفصيلة المونيليية من الفطريات الخيطية . وتمثل هاتين المجموعتين أغلبية الفطريات المفترسة ، رغم أن الفطريات المفترسة توجد فى مجموعات تقسيمية متباينة .

ويمكن الحصول على الفطريات فى مزرعة بصب آجار دقيق الذرة* فى طبق بترى ، وتركه حتى يتصلب ، ثم إضافة كمية بسيطة من طبقة تحتية مثل أوراق الشجر ، خشب متعفن ، أو نباتات حزازية مع كمية من التربة المتعلقة بجذورها . تزحف الديدان الثعبانية من المخلفات ، وتظهر الفطريات المفترسة بعد فترة تحضين تبلغ أسبوعا إلى شهرين على درجة حرارة الغرفة (Dudding , 1955) .

وجميع أفراد الزوباجالات فطريات مفترسة . وكما نوقش فى الفصل الثالث – الجزء الأول ، فهذه الفطريات مفترسات إجباريا على الأمبيا والحيوانات الأولية الأخرى وهى تحدث إما خارجيا أو داخليا .

الفطريات الخيطية المفترسة : Predacious Hyphomycetes

إن الأفراد المفترسة من الفصيلة المونيلية تصطاد الديدان الثعبانية دائما . وعلى عكس الزوباجالات ، فلهذه الفطريات مدى عوائلى واسع أو غير محدود وهى ليست مفترسات إجبارية ، بمعنى أنها يمكن أن تعيش ترمميا عند غياب الضحية . والفطريات الخيطية المفترسة هى دائما خارجية ، وتمسك فريستها عن طريق آليات متباينة جدا .

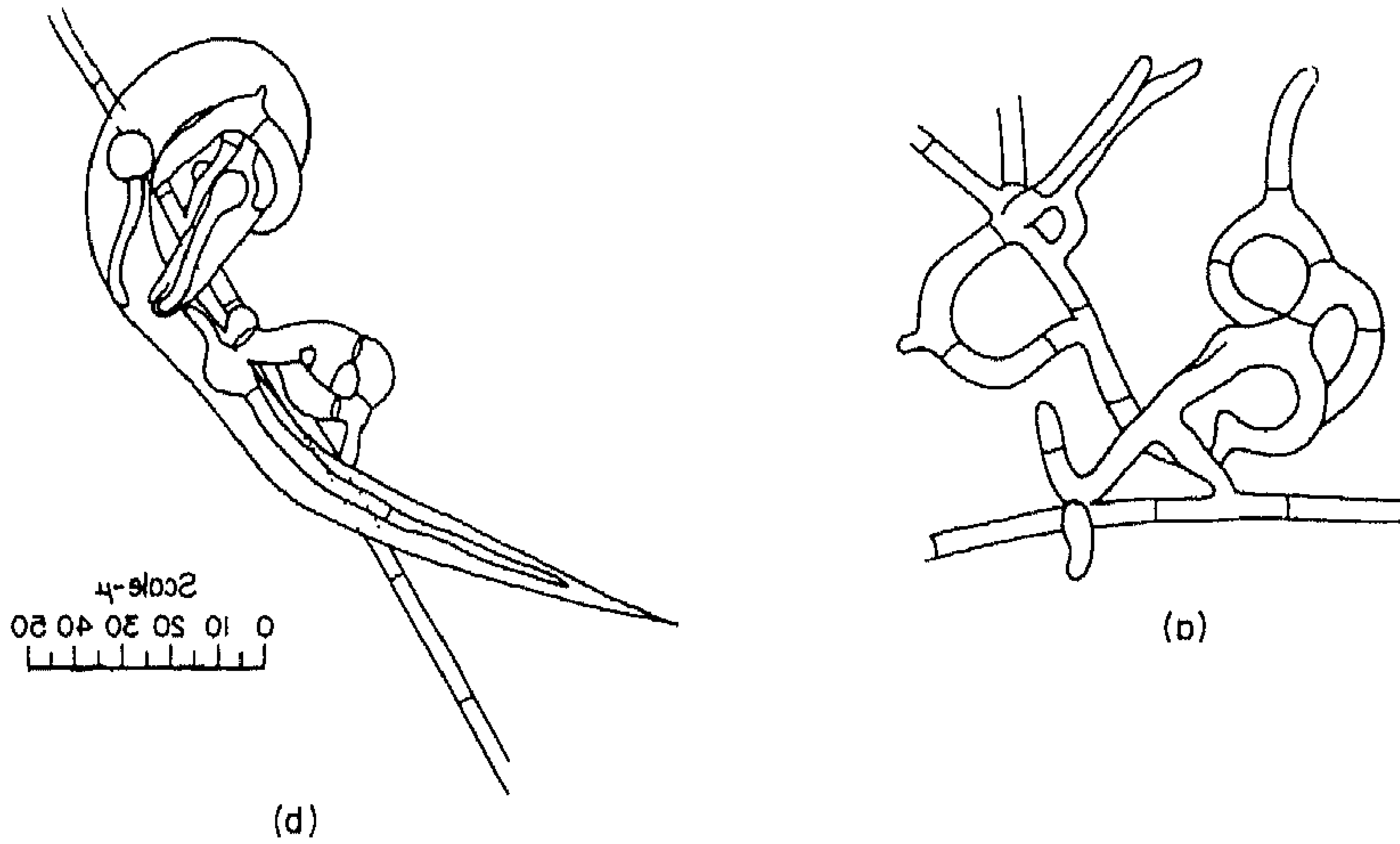
أعضاء الالتصاق : Adhesive Organs

من الميكانيكيات البسيطة نسبيا لاصطياد النيماتودا تكوين أفرعا هيفية جانبية قصيرة التى تنحنى وتلتحم مع أفرع مماثلة أو الميسليوم الأم ، مكونة

---

* اخلط ٢٠ جرام دقيق ذرة مع ١ لتر ماء صنبور ؛ سخن الخليط لمدة ساعة على درجة ٧٠° م . رشح السائل الناتج خلال مرشح صوف زجاجى ، أضف ٢٠ جم آجار للتصلب ، وعقم البيئة فى الأوتوكلاف .

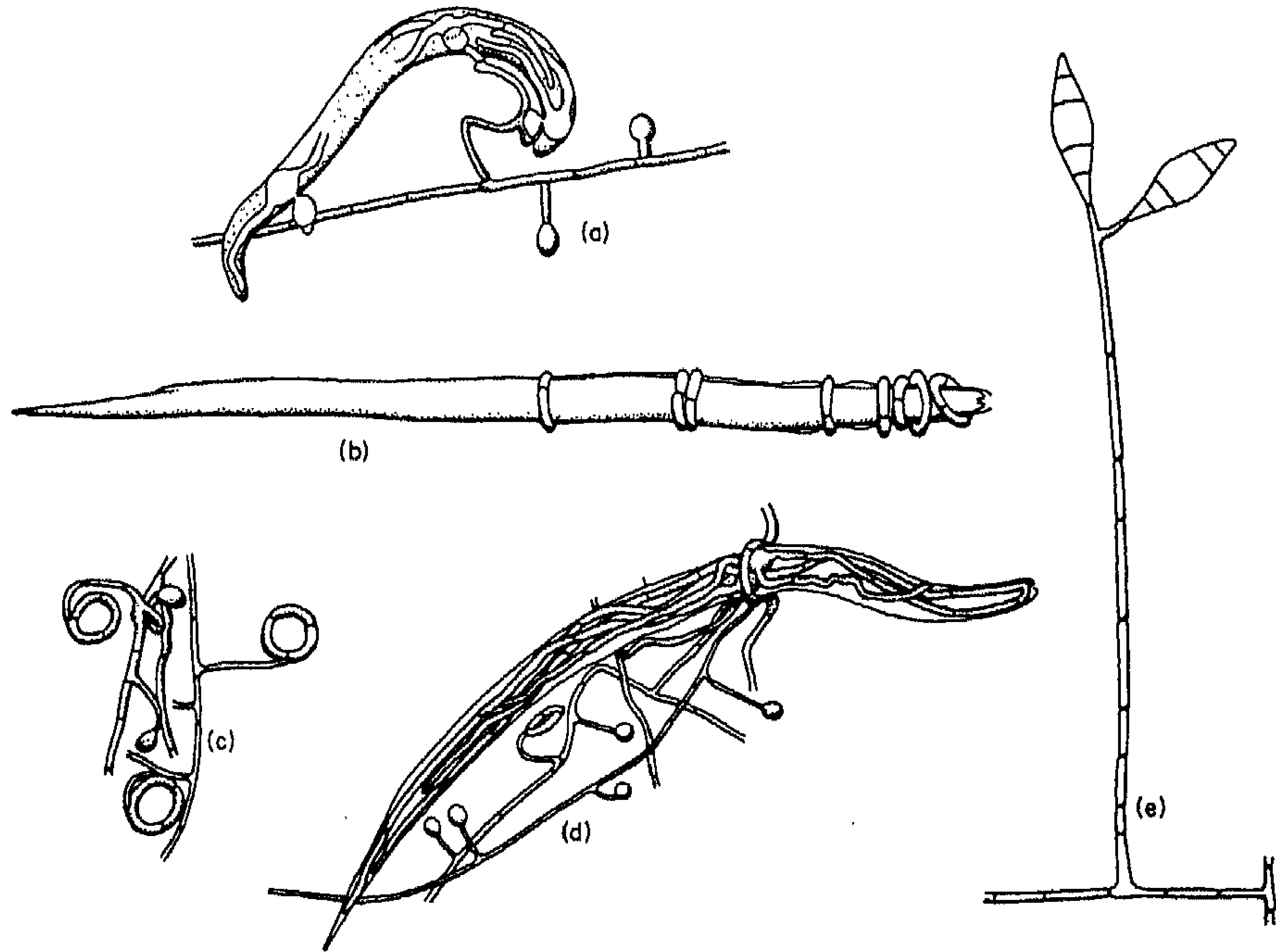
فصوصا فردية أو شبكة من الفصوص (الحلقات) . وتمسك النيماتودا فى الافراز الصمغى لهذه الفصوص أو بالتيه فى الشبكة . ومثال هذا الطراز الميكانيكى يمكن مشاهدته فى الفطر *Arthrobotrys oligospora* (شكل ٩٨) . ويمكن عزل الفطر *A . oligospora* بوضع روث خيل فى غرفة زجاجية ثم زراعة بعض من السائل اللبنى الذى يرتفع على جوانب الوعاء . هذا السائل غنى بكل من الفطريات المفترسة والديدان الثعبانية (Duddington, 1956) . ويستميل وجود الديدان الثعبانية تكوين المصايد فى الفطر *A. oligospora* ، التى تكون فى البداية فصوصا فردية صغيرة تكونت بالأفرع الجانبية التى تعاود الإنحناء وتتحد مع الهيفا الأم . تتكون فصوصا إضافية حتى تنتج شبكة . وجميع الفصوص تكون زوايا قائمة من الأخرى ، وبذلك تكون بعض الفصوص سطحية فوق الطبقة



شكل (٩٨) : الفطر *Arthrobotrys oligospora* : (a) شبكة من الحلقات ، (b) دودة ثعبانية تم اصطيادها وبها هيفات داخلية .

التحتية فى حين تكون الأخرى مطمورة فى الطبقة التحتية ، جاعلة من الصعوبة جدا على النيماتودا أن تهرب من الشبكة . وتفرز الفصوص كميات كافية من مادة لزجة لاصقة عندما يحدث إحتكاك مع دودة ثعبانية ، ممكنة الفطر من اصطياد الديدان الكبيرة التى يصل طولها إلى ٥٠٠ - ٦٠٠ ميكرون . وبعد اصطياد الدودة الثعبانية بواسطة الفصوص ، فإن الفطر يفضل أمعاء النيماتودا الميتة فيتكون عضوا كرويا كبيرا يساوى بالفعل تجويف النيماتودا ويدخله . وتخرج عدة هيفات من العضو الكروى وتملأ تجويف النيماتودا الميتة حاليا ، وتمتص محتويات الجثة . ويحدث الموت خلال ساعتين تقريبا من الاصطياد (Dreschsler, 1937; Duddington, 1955) .

ويتولد نتوء نصف كروى على فرع جانبى قصير هو عضو الاصطياد فى أفراد معروفة من جنس *Dactylaria* ، *Dactylella* (شكل ٩٩) (Drechsler, 1937, 1935 - c; Duddington, 1955) . وفى الفطر *Dactylella ellipsospora* ، تتكون الأعواد الحاملة للنتوءات الكروية على مسافات منتظمة على طول الهيفات وتكون رأسية عادة بحيث يكون أعلى قليلا من سطح الطبقة التحتية . وهذه النتوءات يمكن أن تتكون فى غياب الديدان الثعبانية ولكنها تكون أكثر غزارة فى وجودها . وعندما تأتى النيماتودا للاحتكاك بنتوء ، فإنها تمسك وتناضل من أجل الهرب ، فتأتى للاتصال بنتوءات أخرى وتصبح ممسوكة بصورة أكثر تثبيتا . وعندما تسكن النيماتودا ، يبرز نمو خارجى من النتوء ويخترق جسدها ويكون بصلة كروية يخرج منها هيفات غذائية تملأ تجويف جسم النيماتودا .



شكل (٩٩) : (a) هيفا ذات نتوءات ونيماتودا يتطفل عليها الفطر *Dactylella ellipsospora* . (b) - (e) الفطر *Dactylella lysipaga* ؛ (b) نيماتودا حية أحيطت بثمان حلقات ، لم تخترق إحداها الحيوان بعد ؛ (c) خيوط فطرية ذات حلقات ونتوءات ؛ (d) نيماتودا مصابة ؛ (e) حامل كونيدى وكونيديات .

الحلقات : Rings

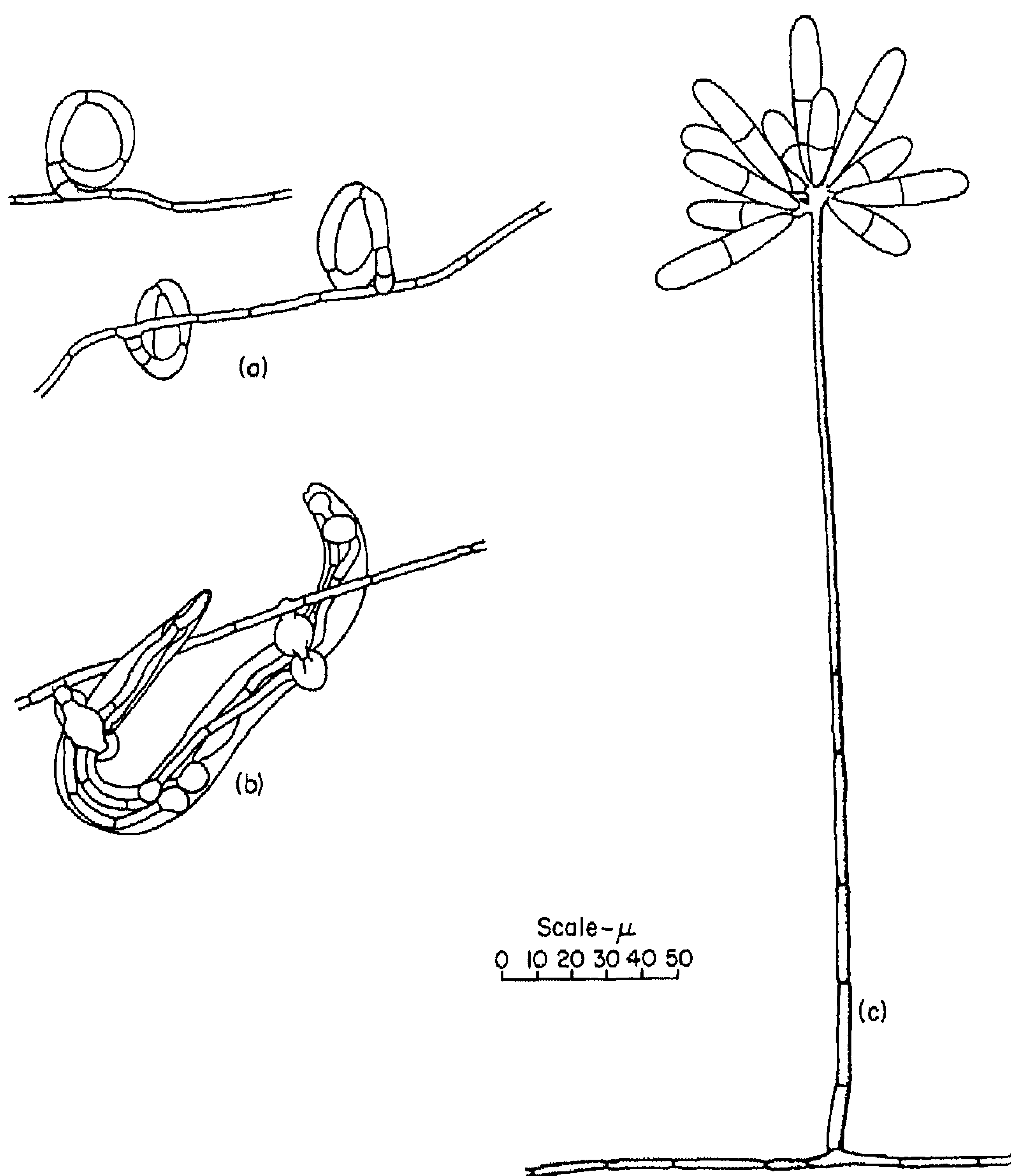
تكون بعض الفطريات المفترسة خلايا منحنية والتى تتصل لتكون حلقة كاملة . ويتم اصطياد النيماتودا عندما تحاول المرور خلال حلقة أثناء تجولها وتخنق نفسها فى الحلقة عندما تحاول المرور من خلالها . وفى الغالب تنفصل الحلقة عن

الميسليوم الأم ، والنيماتودا النشطة يمكنها جمع عدة حلقات قبل أن يخمد نشاطها . وفي الفطرين *Dactylella lysipaga* ، *D. leptospora* ، والفطريات من هذا الطراز ، يتم اختراق جسم النيماتودا بواسطة نمو خارجي من الحلقة (حتى ولو فصلت عن الميسليوم الأم) . هذا النمو الخارجي هو نتوء كروى الذى ينمو إلى هيفات غذائية داخل النيماتودا (Drechsler , 1937) .

وعديد من الفطريات المفترسة ، متضمنة الفطر *Arthobotrys dactyloides* (شكل ١٠٠) ، تكون حلقات تشبه فى التركيب الحالة العلوية ولكنها تختلف فى أنها ليست سلبية . فعندما تدفع نيماتودا برأسها خلال الحلقة ، فإن خلايا الحلقة تتضخم فجأة فى القطر وتقصر فى الطول وبهذا تمسك باحكام على النيماتودا فى الحلقة المضغوطة . وفى الفطر *A . dactyloides* ، تكون الحلقة المضغوطة قوية جدا لدرجة أن الأعضاء الداخلية للنيماتودا تتمزق عند نقطة الشنق ، فينتج عن ذلك فقد الأمل فى الهروب وموت النيماتودا . وتنتهى الهيفات التى تخترق النيماتودا بنتوءات (Drechsler , 1937) . والاستحداث الميكانيكى للحلقات بواسطة النيماتودا هو المسئول عن تضييق الحلقة ، فقد وجد أن الملامسة بجسم دقيق سيؤدى إلى تضييق الحلقة فى الفطر *Dactylaria brochophaga* ، حيث زاد حجم الحلقة ثلاثة أمثال حجمها الطبيعى وأغلقت فى أقل من ١ر٠ من الثانية . واغلاق الحلقات فى الفطر *D . brochophaga* هو نتيجة انتفاخ الفجوات العصارية (Comandon and de Fonbrune, 1938 - b) .

تكوين المصيدة (الفخ) : Trap Induction

عند غياب الديدان الثعبانية ، تكون أعضاء الصيد الفطرية أحيانا غائبة كلية أو موجودة بأعداد قليلة فقط وعند إضافة إلى مزرعة خضرية كمية صغيرة من



شكل (١٠٠) : الفــطر *Arthrobotrys dactyloides* : (a) حـلقات تتكــون مــن ثلاث خـلايـا (b) نيماتودا ممسوكة وقد غزاها الفطر ؛ (c) الكونيديات والحامل الكونيدى .

ماء معقم عاشت فيه النيماتودا يكون كافيا لتشجيع تكوين المصائد ، مما يدل على أن مادة أو أكثر تفرزها النيماتودا هى المسئولة عن استحداث هذه الاستجابة (Comandon and de Fonbrune , 1938 - a) . وعديد من المواد

الحيوية ستؤدى إلى استجابة مماثلة : وهى تستخدم سيزم دم الانسان ، مستخلصات ديدان الأرض ، مستخلص الخميرة ، والأحماض الأمينية فالين ، ليوسين ، وأيزوليوسين (Barron , 1977) . ويمكن أن تستحدث المصائد للتكوين فى الفطر *Arthrobotrys dactyloides* بواسطة الماء أو نقص الغذاء فى المزرعة ، مما يؤدى إلى الاقتراح بأنه فى الطبيعة إذا توفر وجود الضحية والظروف البيئية غير الملائمة عموما يؤديان إلى تكوين المصائد (Balan and lechevalier, 1972) .

المكافحة الحيوية : Biological Control

أجريت بعض الدرسات لتقدير ما إذا كان مفيدا استخدام الفطريات المفترسة كعوامل حيوية لمكافحة النيماتودا المتطفلة على النبات والمسببة لأمراض نباتات المحاصيل . ووجد أن اضافة جراثيم الفطر وحدها إلى التربة لم تؤد إلى زيادة تعداد الفطريات المفترسة والتى توجد طبيعيا . وقد اعتقد أن الأراضى الزراعية تملك طبيعيا تعداداً عاليا من الفطريات التى تصطاد النيماتودا ، وأنها منافسات ضعيفة ، وهى تصطاد النيماتودا تحت ظروف تعاكس بقاءها . وعلى أى حال ، إذا أضيفت كميات كبيرة من السماد الأخضر (مواد نباتية حديثة يمكن تحللها بسرعة) أو مادة عضوية إلى التربة فى نفس الوقت مع جراثيم الفطر ، فإنه سينتج عنه نقصا فى أعداد النيماتودا . فالسماد الأخضر يشجع على بناء البكتريا والنيماتودا حرة المعيشة ، وهو بالتالى سيشجع نمو الفطريات المفترسة وتكوين المصايد ، فينتج عن ذلك زيادة فى معدل صيد الديدان الثعبانية المتطفلة على النبات (Barron , 1977) .

الفطريات كمتطفلات : Fungi as Parasites

الفطريات المتطفلة هى تلك التى تغزو نباتا أو حيونا حيا (العائل the host) ، تتغذى وتتكاثر بداخله على حساب العائل بينما لا يعمل الطفيل على راحة العائل . وبعض الطفيليات لا تسبب ضررا يذكر على الكائن الذى تتغذى عليه . ومع ذلك ، فغالبية الفطريات المتطفلة ، تكون ممرضات pathogens وتسبب حالة فسيولوجية غير طبيعية فى العائل أو تحطم العائل الذى ينمو متوافقا مع العلاقة التطفلية . وتصل هذه الحالة الفسيولوجية الشاذة إلى المرض disease ، الذى يتميز بتغيرات ملحوظة فى الوظيفة أو الشكل الظاهرى ، (الأعراض symptoms) .

وتعيش بعض الفطريات المتطفلة معيشة رمية (غالبا فى التربة) وتصبح متطفلة فقط عندما تدخل جسم الضحية ، الذى عادة يكون ضعيفا بسبب الضرر أو المرض . وهذه هى المتطفلات الاختيارية facultative parasites . والمتطفلات الاختيارية كمجموعة ليست متخصصة كمتطفلات وهى عادة ذات قوة مرضية كمتطفلات حيث أنها تسبب موتا سريعا لعوائلها . ويؤدى موت العائل السريع إلى حرمان الطفيل من مصدر غذائه وقد يؤدى إلى تجويعة . وبعكس الفطريات إختيارية التطفل ، فإن بعض الفطريات تكون متطفلات إجبارية obligate parasites وتنمو فقط فى الأنسجة الحية . وهذه الفطريات عالية التخصص كمتطفلات وتنشىء علاقة فسيولوجية متزنة حساسة مع عوائلها . فقد يظهر على العائل أعراض إصابة متوسطة ويعيش طويلا ، رغم أنه متطفل عليه . وبهذه الطريقة ، تكون حياة العائل مأمونة ويكون الطفيل متأكدا من الامداد الغذائى لفترة طويلة من الزمن .

الفطريات كمتطفلات على الفطريات : Fungi as Parasites of Fungi

تنمو الفطريات بحرّية على فطريات أخرى فى الطبيعة وربما يحدث ذلك فى علاقة زوجية خاصة . وتتضمن الأمثلة الفطر الأسكى القارورى *Cordyceps* ، الذى يوجد على الثمار الأسكية لجنس *Elaphomyces* وهو أحد أفراد التيوبيرالات التحت أرضية ؛ وكذا الجنس الأسكى القارورى *Hypomyces* ، الذى يوجد على فطر عيش الغراب ؛ والفطر *Boletus parasiticus* ، الذى يخرج من قاعدة كرة نافخة (شكلى ١٠١ ، ١٠٢) . وعلاقة هذه الفطريات كل منها بالآخر وعديد من الترافقات الأخرى لا تزال غير مؤكدة ، حيث أن التقارير الايجابية لعلاقة التطفل تعانى نقصا كبيرا . والمصاحبة لا تعنى علاقة تطفلية ؛ فمثلا ، درس Fitzpatrick (1915) مرافقة فطر عيش الغراب *Claudopus subdepluens* على الفطر *Polyporus perennis* (شكل ١٠٣) ووجد أن ميسليوم الفطر *C. subdepluens* يمكن أن يوجد بقلة داخل أنسجة الفطر عديد الثقوب وداخل الساق ، كما يحتمل أن يمتد إلى داخل الطبقة التحتية التى يحصل منها كلا الفطرين على الغذاء . وإضافة إلى ذلك ، لم تلاحظ أى إتصالات طبيعية (تراكيب تكاثرية مثل الممصات) أو أى ضرر للعائل .

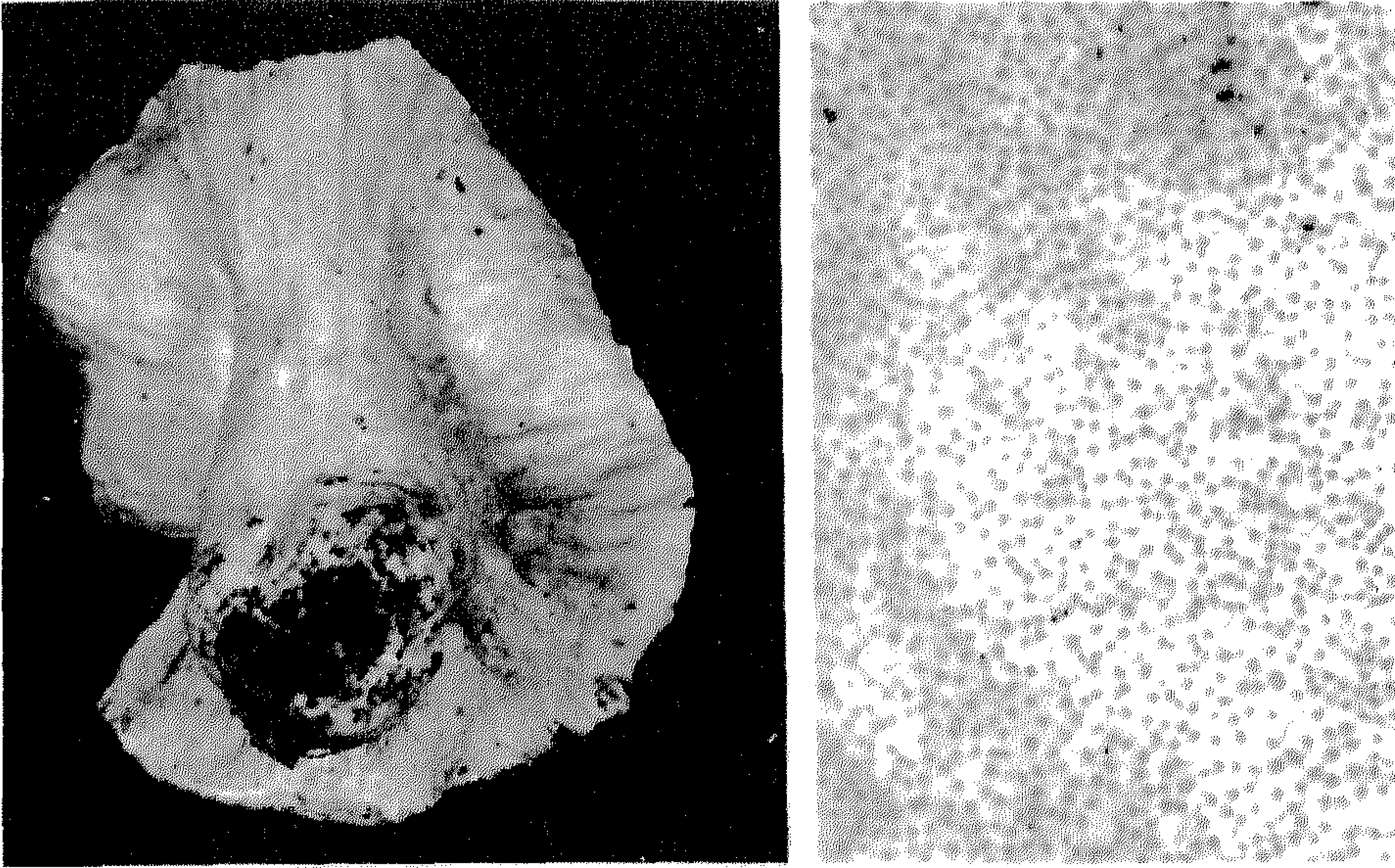
وتظهر العلاقة الحقيقية بين العائل والطفيل فى عديد من الفطريات والتى يعتمد فيها الطفيل مباشرة على العائل وذلك لبقائه واستمراريته على نفقة العائل . وتوجد مجموعتين أساسيتين من هذه المتطفلات . وفيما يلى تفصيل لهاتين المجموعتين .



شكل (١٠١) : الفطر *Cordyceps capitata* ، طفيل على الفطر *Elaphomyces granulatus* ، فطر تحت أرضى .

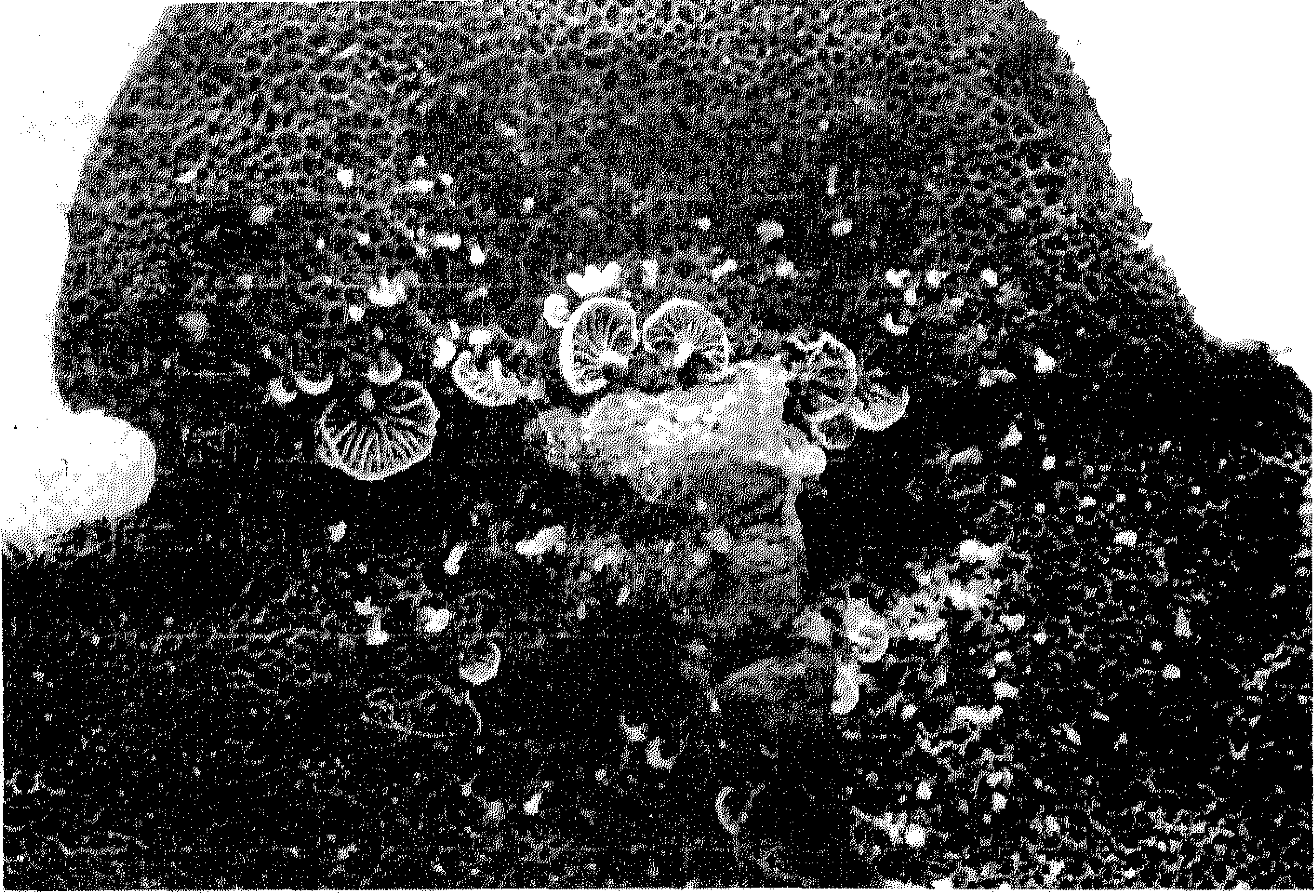
الطفيليات حيوية التغذية (البيوتروفية) : Biotrophic Parasites

إن غالبية الطفيليات الفطرية (الطفيليات حيوية المعيشة) تكون إتزانا فسيولوجيا دقيقا مع عائلها وتتغذى من خلية العائل الحية . وتختلف هذه الطفيليات كثيرا فى الطريقة التى تتطفل بها على عائلها ، متدرجة من تلك التى تتصل بالعائل دون اختراقه إلى التى تنمو داخل العائل . وتظهر درجة تخصصية عالية للعائل داخل هذه المجموعة ، ويمكن أن يتحدد الطفيل لنوع عائل فردى أو إلى أنواع قليلة وثيقة القرابة . والكثير من هذه الفطريات حتمية التطفل . وتشمل هذه الطفيليات أفراد من الكيتريدات ، الميكورالات ، والفطريات الديتيرية.



شكل (١٠٢) :يسار ، فطر عيش غراب مشوه يتطفل عليه الفطر *Hypomyces* . لاحظ غياب الخياشيم . يمين ، منظر مكبر لفطر عيش الغراب المريض يوضح الأجسام الثمرية القارورية للفطر *Hypomyces* والتى تظهر كعلامات سوداء .

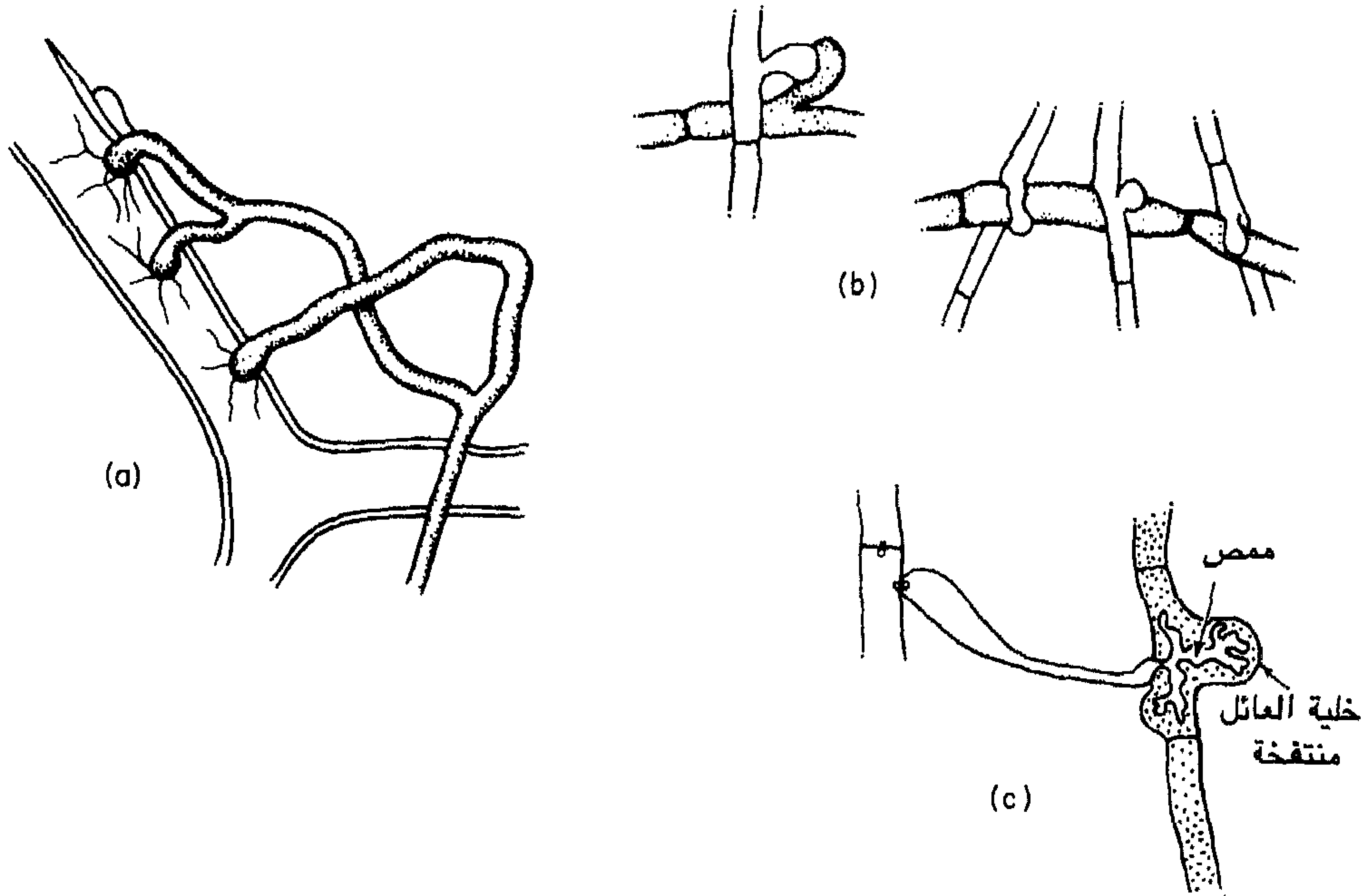
ويعرف أكثر من ٣٠ نوعا من الكيتيريدات تتطفل على كيتريدات أخرى وفطريات بيضية خيطية . والكيتريدات المتطفلة تخترق وتنمو داخل أو أعلى عوائلها وفى النهاية تحطم برتوبلازم العائل عندما تبلغ النضج . وعديد من الطفيليات الكتيريدية تتبع جنس *Rozella* ، الذى يسبب تضخما محليا متميزا فى العائل ، أو تقسيما فى خلية العائل ، أو كلاهما . وتظهر علاقة ثلاثية الأفراد للعائل والطفيل حيث يتطفل الفطر *Chytridium parasiticum* على الفطر *Chytridium suburceolatum* ، الذى يتطفل على كتيريد آخر هو الفطر *Rhizidium richmondense* (willoughby , 1956) .



شكل (١٠٣) : الفطر *Claudopus subdepluens* ينمو على الفطر *Polyporus* sp. ، ولكن يبدو أنه غير متطفل .

وأفراد كثيرة من الميوكورالات متطفلة ، وتحدث الغالبية على ميوكورالات أخرى . تخترق هذه الفطريات العائل وتنتج ممصا ذو عدد من الأفرع القصيرة الاسطوانية (شكل ١٠٤) وجنس *Piptocephalis* هو أحد أمثلة هذا الطراز من التطفل . وتحت ظروف المعمل ، لا يسبب تطفل الفطر *Piptocephalis virginiana* نقصا معنويا فى وزن العائل (Berry , 1959) . ولم يعرف أى نوع من جنس *Piptocephalis* ينمو جيداً فى غياب العائل ولكنه ينمو طبيعيا فقط على عائل . وترتبط درجة التطفل بواسطة الفطر *Piptocephahs* بكمية النيتروجين السائلة فى ميسليوم العائل ، وتناسبها النسبة العالية من النيتروجين / الكربون وكذلك الأحماض الأمينية (Barnett and Binder , 1973) . وأفراد قليلة من

الميوكورالات تتسبب فى تكون كرة متضخمة عند نقطة الاتصال مع خلية العائل . وتتكون هذه الكرة من كل نهاية متفرعة أو متضخمة من هيفا الطفيل ومن نمو خارجى لهيفا العائل .



شكل (١٠٤) : أعضاء الامتصاص فى الطفيليات الفطرية حيوية المعيشة : (a) ممصات الفطر *Piptocephalis* ؛ (b) خلايا خطافية الاتصال للفطر *Gonatobotrys simplex* على عائله ، *Mucor*؛ (c) ممصص للفطر *Dispira simplex* فى خلية عائل منتفخة .

وتتطفل بعض أفراد الفطريات الديتيرية على أفراد أخرى من الفطريات الديتيرية ، البيضية ، الميوكورالات ، والفطريات الأسكية . وهذه الطفيليات لا تخترق العائل ، ولكن بدلا من ذلك فإنها تكون هيفات متخصصة تتصل بالعائل . وتملك الهيفات االاتصالية أطرافا مسطحة تلتصق بشدة بالعائل ، أو نتوءات

كروية أو اصبعية الشكل التى تشبك جزئيا خلية العائل ، أو تحورات أخرى (شكل ١٠٤) . ويجب أن يكون سيتوبلازم كلا من العائل والطفيل على اتصال إما خلال ثقب كبير يتكون فى الجدار عند نقطة تلاقى الفطرين أو خلال الأشرطة السيتوبلازمية التى تعبر نقطة التلاقى هذه (Hoch, 1978) . والطفيليات حيوية المعيشة قد تغير التركيب الظاهرى للعائل أو تسبب نقصا بسيطا فى معدل نموه. والفطرين *Calcalisporium parasiticum* ، *Gonatobotrys simplex* هما من أمثلة هذه المجموعة ، ويناقشان فيما يلى .

الظواهر الفسيولوجية للطفيليات المتلاصقة :

Physiological Aspects of the Contact Parasites

إذا كان الطفيل سيثبت نفسه على عائل ، فإن جراثيمه يجب أن تكون قابلة للإنبات فى وجود العائل ثم يقوم بالاتصال بالعائل . ورغم أن جراثيم بعض الطفيليات يمكنها الانبات فى الماء ، فإن جراثيم طفيليات أخرى تحتاج إلى مواد خارجية لكى تنبت . هذه المواد الخارجية يمكن أن تقدم بواسطة العائل أو تكون نواتج طبيعية فى الطبقة التحتية (مثل المواد الغذائية أو افرازات الفطر العائل) . وقد يكون الاتصال بالعائل هو نتيجة لاستجابة غذائية . وتفرز أنابيب إنبات الفطرين *Calcalisporium parasiticum* ، *Gonatobotrys simplex* موادا دافعة تسبب تفرع هيفات الطفيل أو تغيير اتجاه نموها وتنمو مباشرة تجاه العائل إذا كانت على مسافة حوالى ٤٠ ميكروناً (Barnett and Lilly, 1958; Wahley and Barnett, 1963) .

بعد ذلك ، يجب على الطفيل الناجح أن يكون قادرا على تأسيس علاقة غذائية

مع العائل . وهذه العلاقة تسبق عادة باختراق العائل أو بتكوين إتصال سيتوبلازمى . وتختلف الفطريات العائلة فى قابليتها للطفيل . وقد تعزى طاقة العائل فى مقاومة الطفيل إلى عدم مقدرة الطفيل على انشاء علاقة غذائية مع العائل أو عدم قدرته على اختراق جدر العائل أو عمل اتصال سيتوبلازمى . والمقاومة للاصابة بالفطر *Calcalisporium parasiticum* يمكن أن تخدم كمثال . يتطفل هذا الكائن على أنواع من *Physalospora* ؛ يتكون ثقب كبير فى كل من جدارى الطفيل والعائل عند نقطة الاتصال ويصبح السيتوبلازم متصلا (Hoch, 1977 - b) . وقد تعزى المقاومة للاصابة إما إلى عدم مقدرة *C . parasiticum* على تأسيس هذا الاتصال السيتوبلازمى أو إلى نقص داخل العائل فى عامل نمو خارجى يكون مطلوبا بواسطة الطفيل . ولتبسيط هذه الحالة أكثر من ذلك ، فإن الفطر *C . parasiticum* لا يستطيع النمو فى غياب عائله إلا إذا أضيف إلى المزرعة مستخلص ميسليوم العائل . وفى العادة ، يستطيع الفطر *C . parasiticum* التطفل على الفطر *Physalospora obtusa* بشدة ؛ فى حين لا يستطيع التطفل على الفطر *P. rhodina* . والمستخلصات المائية لكل من الفطرين *P. rhodina ، P. obtusa* قادرة على دعم نمو الطفيل ، مما يشير إلى (١) أن عامل النمو المطلوب ظل داخل الميسليوم (ولم يفرز فى البيئة) ، (٢) أن الفطر *C. parasiticum* لا يستطيع التطفل على الفطر *P. rhodina* بسبب عدم المقدرة على تأسيس إتصال أولى (Barnett and Lilly, 1958) . ويعتقد أن عامل النمو هو مركب يشبه الڤيتامين . وقد وجد عامل النمو هذا فى مستخلصات فطريات عديدة من الأسكية ، البازيدية ، والديتيرية (حيث تعزى المناعة إلى عدم مقدرة الطفيل على الحصول على عامل النمو) ، ولكنها لم توجد فى بعض الفطريات المختبرة (وفى هذه الحالة تعزى حالة المناعة إلى عدم وجود عامل النمو المطلوب

للطفيل) . وتحتاج الطفيليات الأخرى غير *C. parasiticum* إلى نفس عامل النمو .

وبعد أن يؤسس الطفيل نفسه ، فإن الغذاء الموجود فى العائل هو الذى يؤثر على درجة التطفل ، حتى ولو لم يلاحظ تأثر العائل . وتختلف الطفيليات فى استجابتها لظروف العائل الغذائية المختلفة . ولمجموعة واحدة من الطفيليات ، تؤدى النسبة العالية من الكربون إلى النيتروجين فى بيئة العائل إلى نقص نمو الطفيل . وفى هذه الحالات ، يتغير التركيب الداخلى للعائل ويصبح أقل ملائمة لنمو الطفيل . وربما تؤدى زيادة تركيز الكربون إلى تفريغ المخزون النيتروجينى فى العائل ، مما يؤدى إلى مجاعة نيتروجينية للطفيل (Shigo *et al.*, 1961) . وبالمقارنة ، فقد تلائم نفس هذه الظروف مجموعة أخرى من الطفيليات .

الطفيليات رمية التغذية (النيكروتروفية) : Necrotrophic Parasites

على العكس من الطفيليات البيوتروفية ، تحطم الطفيليات النيكروتروفية عوائلها الفطرية (بواسطة إنزيمات أو مواد سامة أخرى) ثم تمتص بعد ذلك المواد الغذائية من الخلايا الميتة . ورغم أن هذه الفطريات تعتمد فى غذائها على عوائلها الفطرية ، فهى لا تحتاج إلى أى مادة غذائية خاصة . والمدى العوائلى لهذه الطفيليات واسع ، مما يشير إلى أن موادها السامة غير متخصصة . وتستطيع غالبية هذه الفطريات من النمو مترممة على البيئات المعملية الشائعة كما لو كانت تنمو على تراكيب الفطر الميت . وتضم هذه الفطريات عدة أفراد من الفطريات الديتيرية وعدد من الفطريات البازيدية المسببة لتعفن الخشب .

ويخدم الفطر *Rhizoctonia solani* كمثال لهذا الطراز من التطفل (Butler,

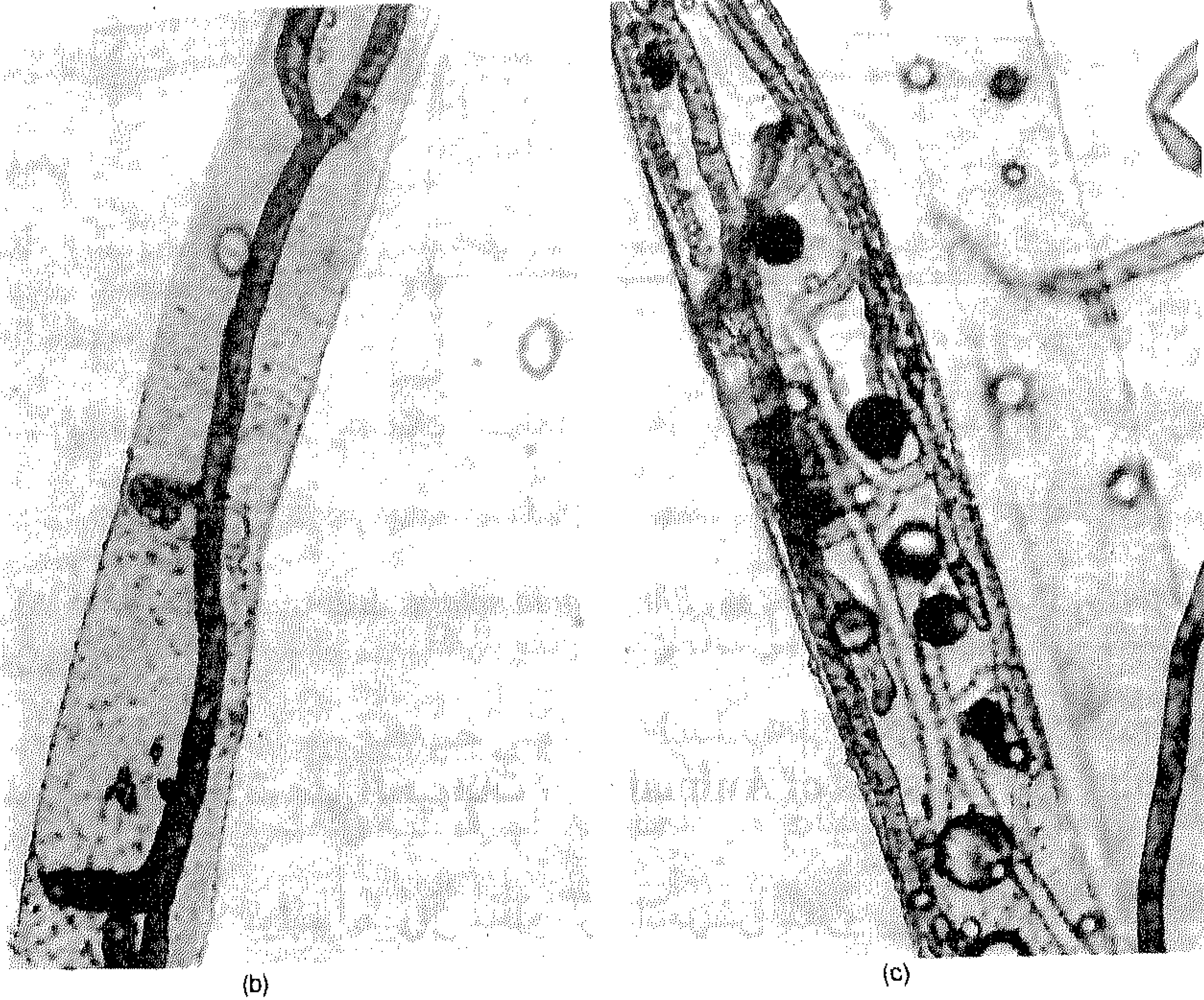
1957) . وهذا الفطر هو طفيل شائع على النباتات ويمكن أن يصبح متطفلا على أفراد من الميوكورالات ، البيرونوسبورالات ، والفطريات الديتيرية . ويوجد طرازين رئيسيين للاصابة . الأول أن الطفيل يلتف حول العائل ولكنه لا يخترق العائل مطلقا . الثانى أن الطفيل يخترق العائل ويبنى هيفات داخلية وأحيانا يكون التفافات خارجية إضافية (شكل ١٠٥) . ويمكن أن يستحث الفطر *R. solani* لتكوين التفافات حلقية حول ألياف من الصوف الزجاجى أو لاختراق ألياف من القطن عند غياب العائل . ويعتمد طراز الاصابة (يوجد أو لا يوجد اختراق) على نوع العائل .

ويحدث التفاف هيفات الطفيل دون الاختراق عندما يكون جنس *Pythium* هو العائل . وعندما ينمو *R. solani* على مستعمرة *Pythium* ، تتكون التفافات محكمة حول هيفات العائل . وبروتوبلازم الهيفات الملفوفة إما أن يتجمع فى شكل حبيبات زيتية أو يصبح ضئيل الكثافة جدا ثم يختفى . وفى النهاية تتكسر جدر العائل .

ويحدث إختراق العائل عندما يتم التطفل على الفطر *Gilbertella persicaria* (شكل ١٠٥) . تنتج هيفات إصابة جانبية قصيرة بواسطة الفطر *R. solani* وتخترق العائل . بعد الاختراق ، ينمو الطفيل سريعا داخل العائل حيث أنه يتفرع ويتضخم ليسقط ميسليوم العائل . وبعض الهيفات الداخلية للفطر *R. solani* تخترق جدر العائل ثم تنمو للخارج مرة أخرى . والحبيبات الشبيهة بالزيت قد تظهر فى سيتوبلازم العائل ، كما يختزل سيتوبلازم العائل .

وقد يقاوم أحد العوائل غزو الفطر *R. solani* . ويحتمل أن تتم هذه المقاومة

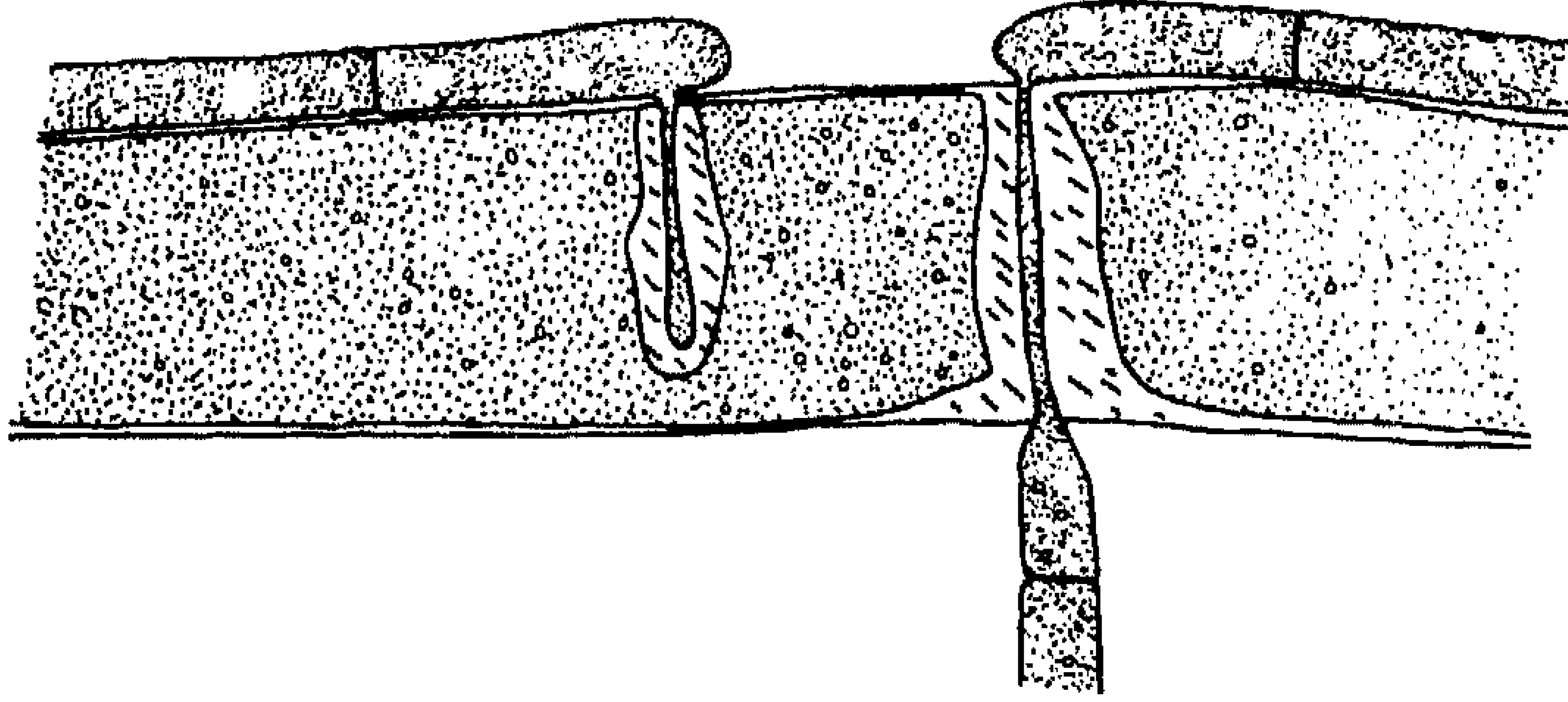




شكل (١٠٥) : التطفل على الفطريات بواسطة الفطر *R. solani* : (a) الفطر *R. solani* يلتف حول عائل ، *Rhizopus stolonifer* . ستنمو هيفات إصابة داخلية من هذه الكتلة الهيفية الملتفة ؛ (b) الفطر *R. solani* داخل حامل اسبورانجى للفطر *Gilbertella persicaria* ؛ (c) مرحلة متأخرة من إصابة *R. solani* داخل *G. persicaria* . لاحظ الشبكة الهيفية للطفيل ، إختزال سيتوبلازم العائل ، والقطيرات زيتية الشكل .

بواسطة (١) تحطم أو تحلل الهيفات الداخلية بواسطة العائل أو (٢) تكوين جدر تفصل الأجزاء المتطفل عليها من ميسليوم العائل عن تلك الأجزاء التى لم يتم التطفل عليها بعد ، وبذلك يتوقف إنتشار الطفيل داخل العائل (شكل ١٠٦) .

وتحدث الاصابة القصوى للعوائل بواسطة الفطر *R. solani* تحت الظروف البيئية التى تلائم نمو كلاً من العائل والطفيل ، ولكن الواضح أنه لا يوجد عامل يلعب دورا فعالا فى تحديد القابلية للاصابة .



شكل (١٠٦) : هيفات إصابة للفطر *Rhizoctonia solani* وقد حوصرت بجدر العائل ، *Rhizopus stolonifer* . × ٦٠٠ تقريبا .

الفطريات كمتطفلات على الحيوانات : Fungi as Parasites of Animals

فى الحقيقة لا يوجد حيوان يخلو من التعرض للغزو بواسطة فطر متطفل ، وهو بذلك يخدم كعائل للفطر ومصدرا لغذائه . وتتباين الأمراض الفطرية على الحيوانات من تلك التى تسبب تهيجا ظاهريا بسيطا فقط والذى يسبب - إذا وجد - قلة راحة خفيفة للعائل (مثل اللابولبينيالات على الحشرات) إلى تلك القاتلة سريعا .

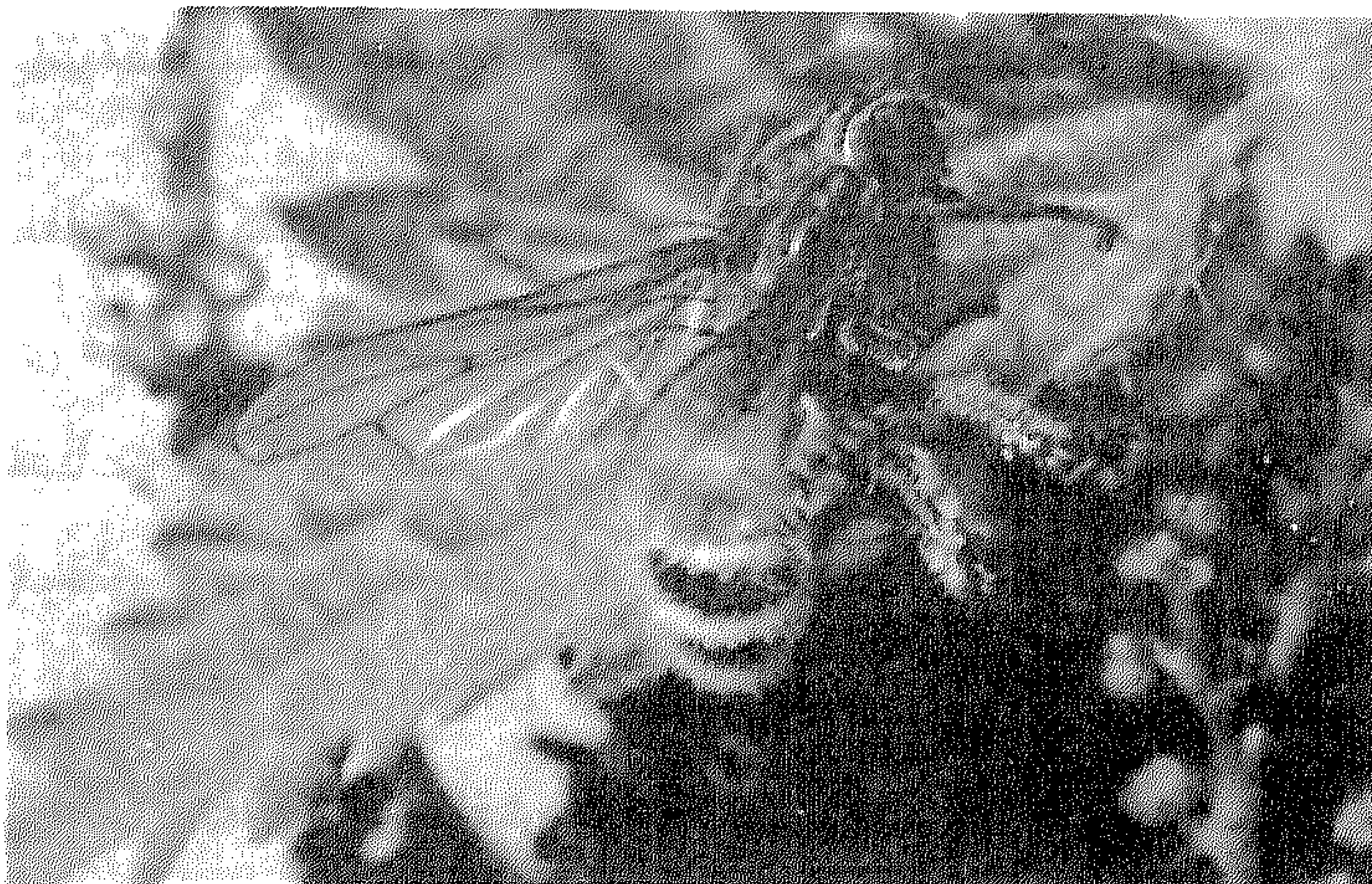
طفيليات مفصليات الأرجل : Arthropod Parasites

يتطفل عدد كبير من الفطريات على الحشرات ، ومفصليات الأرجل الصغيرة الأخرى مثل الحلم والعناكب ، ومفصليات الأرجل الأكبر مثل الكابوريا . وتشمل طفيليات الحشرات بعض الكيتريدات ، وجميعها غالبا أفراد من الإنتوموفثورالات ، خمائر قليلة ، وأفراد عديدة من الفطريات الأسكية والديتيرية ، والفطر البازيدى *Uredinella* . وتهاجم الكابوريا أفراد من الفطريات البيضية وجنس *Fusarium* . وسنناقش أمثلة متخصصة لأمراض الحشرات .

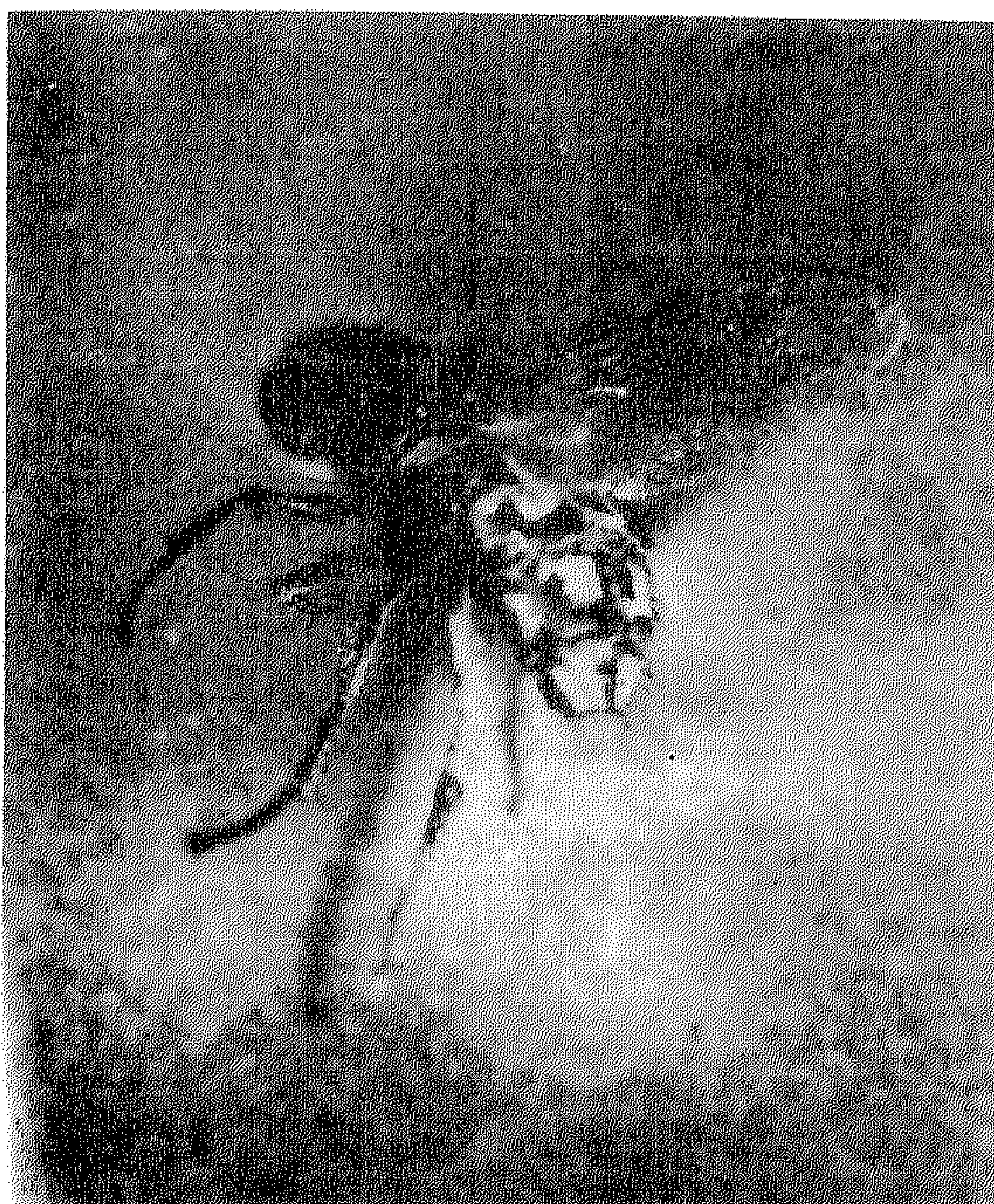
إصابات إنتوموفثورا Entomophthora Infections : تعتبر معظم الحشرات قابلة للاصابة بواحد أو أكثر من ٤٠ نوعا لجنس *Entomophthora* . ومرض الأنتوموفثورا المألوف لعديد من الأشخاص العاديين هو الذى تصاب به الذبابة المنزلية ويتسبب عن الفطر *E. muscae* (شكل ١٠٧) . والذباب المقتول بهذا الفطر يمكن أن يوجد شائعا متصلا بالنوافذ ، محاطا بهالة من الكونيديات التى تنطلق بقوة من الحوامل الكونيدية التى تظهر بين حلقات بطن الذباب .

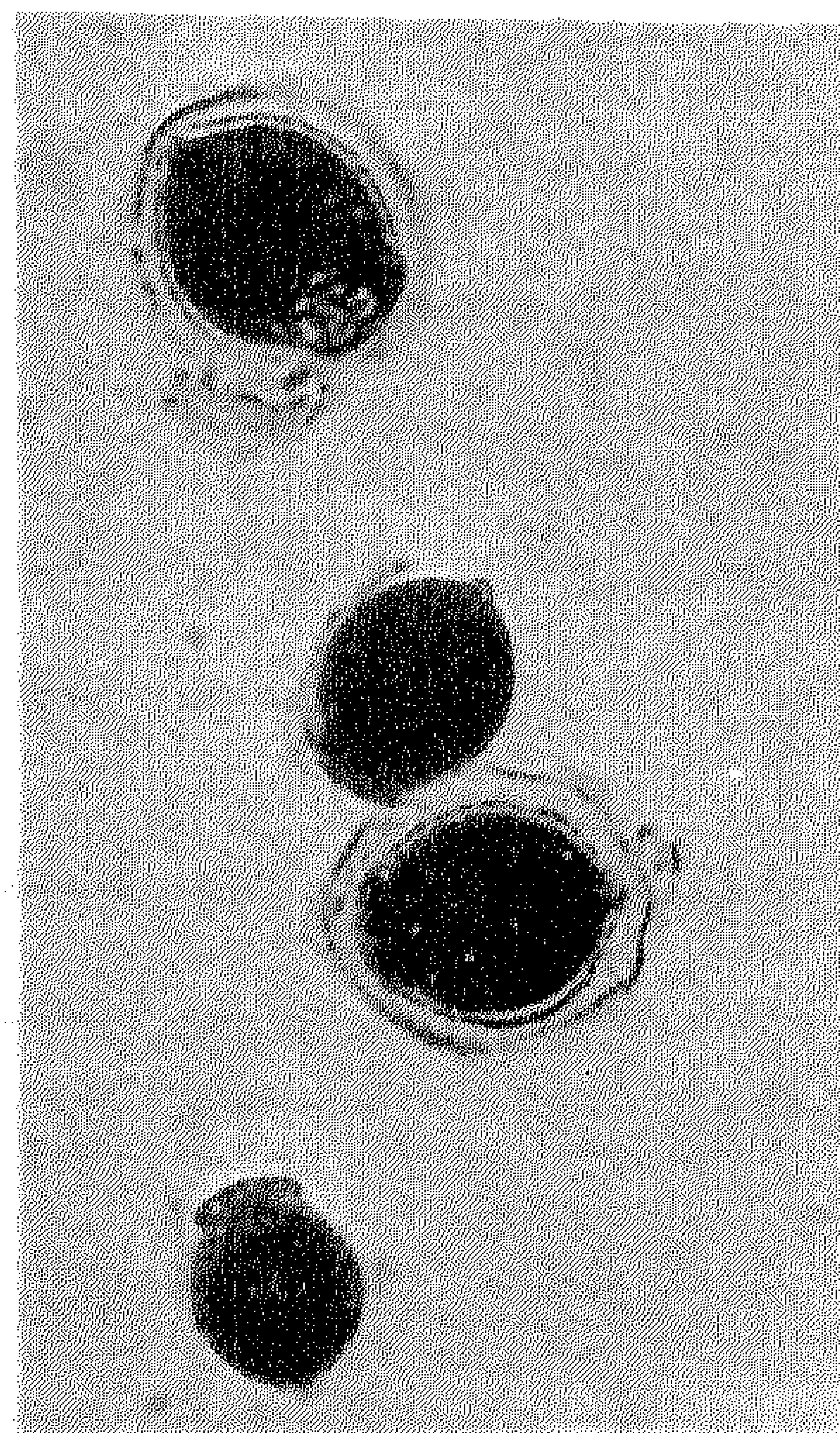
وتتشابه إصابة العائل بالطفيل ونمو الطفيل بعد ذلك لجميع أنواع *Entomophthora* (MacLeod, 1963) . تأتى حافظة جرثومية للاتصال مع العائل ؛ تتكون أنبوبة إنبات من الحافظة الجرثومية وتخترق جسم الحشرة ، خاصة فى المناطق الرقيقة الموجودة بين الحلقات أو الرابطة للأطراف ، ثم تدخل تجويف الجسم . وبداخل العائل ، ينمو الفطر عادة بالتبرعم والانقسام حتى يمتلئ تجويف الجسم تقريبا بأجسام هيفية سميكة وقصيرة وتحتوى على بروتوبلازم دهنى (شكل ١٠٨) . وفى معظم الحالات ، تغزو هذه الطفيليات

شكل (١٠٧) : الفطر *Entomophthora muscae* على حشرة عائلة : (a) لاحظ حلقة الحامل الاسبورانجي وسادية الشكل والتى تبرز بين حلقات الحشرة العائل . × ٤ ؛ (b) كتلة بيضاء من الحوافظ الاسبورانجية تتوزع حول الذبابة الميته . × ٥ ؛ (c) الحوافظ الجرثومية المنطلقة .



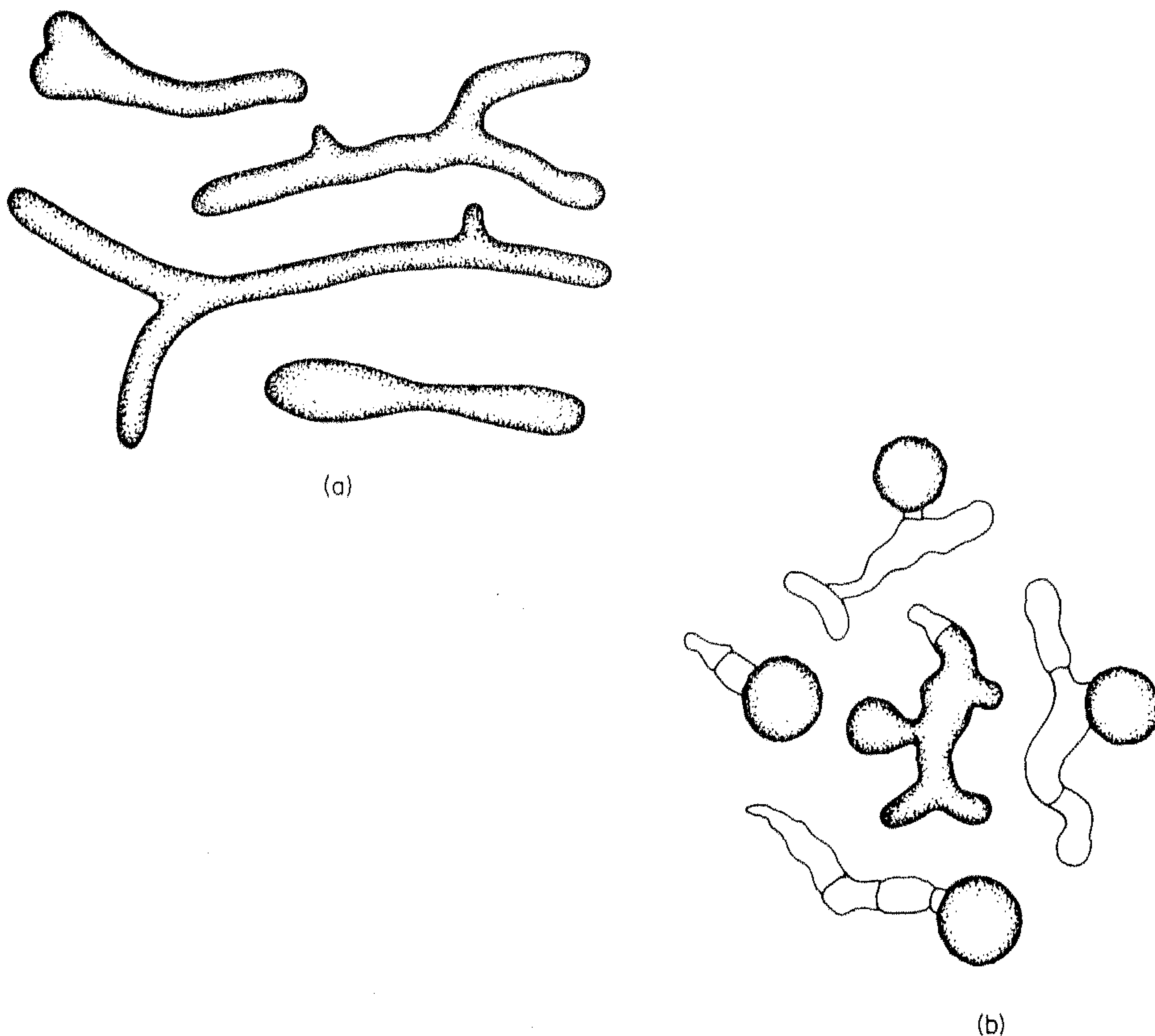
(a)





(b) (c)

شكل (١٠٧) : الفطر *Entomophthora muscae* على حشرة عائلة : (a) لاحظ حلقة الحامل الاسبورانجي وسادية الشكل والتى تبرز بين حلقات الحشرة العائل . × ٤ ؛ (b) كتلة بيضاء من الحوافظ الاسبورانجية تتوزع حول الذبابة الميته . × ٥ ؛ (c) الحوافظ الجرثومية المنطلقة .

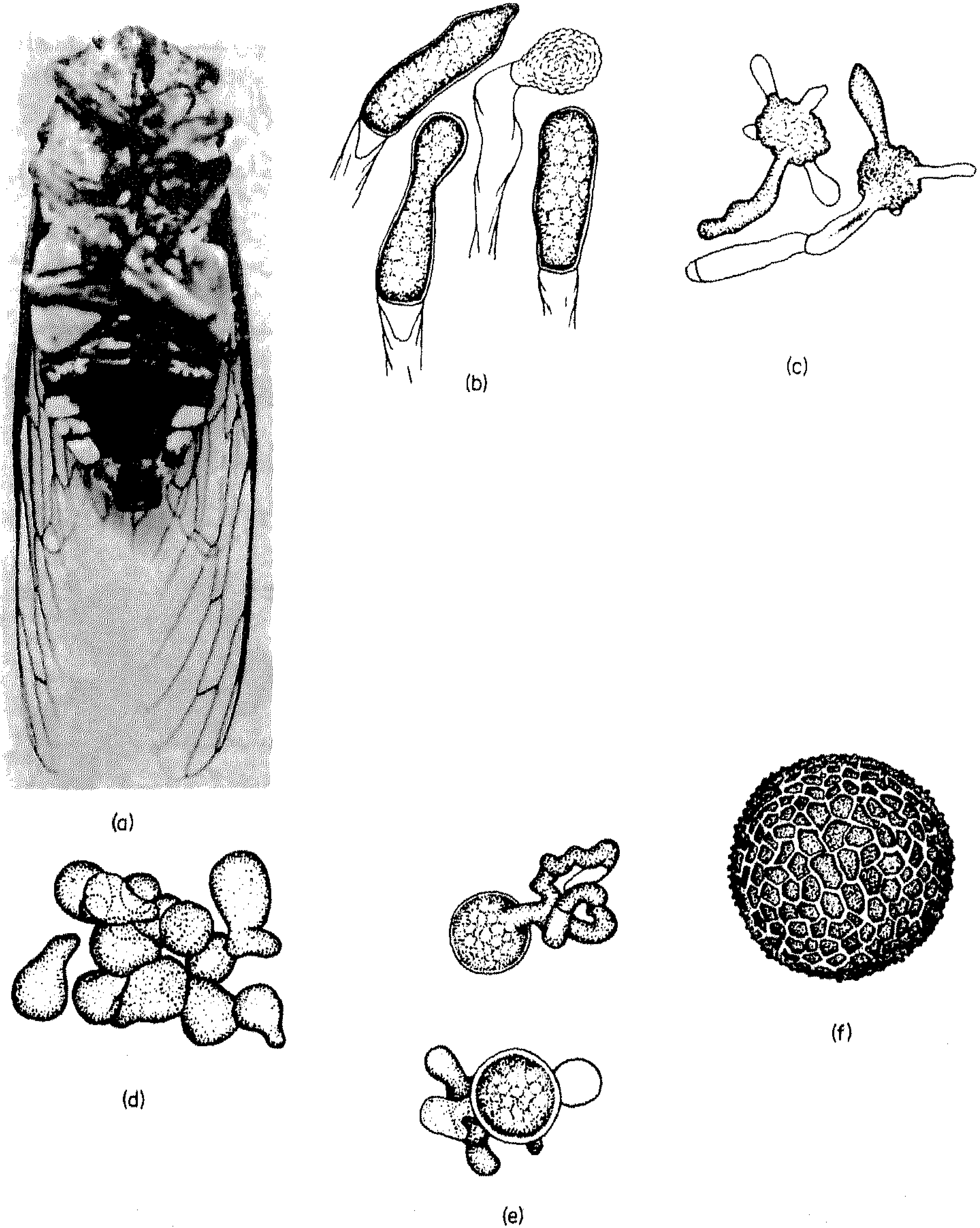


شكل (١٠٨) : الفطر *Entomophthora sphaerosperma* : (a) أجسام هيفية من حشرة بالغة حية ، (b) مراحل تكوين الجراثيم الزيجية (الجراثيم فى طور الراحة) . كلاهما × ٤٠٠ .

الرأس ، الصدر ، والبطن ويمكن أن توجد أيضا داخل الرسغ . وفى النهاية تتحطم جميع التراكيب الداخلية للعائل ، تاركة فقط الفطر يملأ الهيكل الخارجى للحشرة . وأثناء المراحل المبكرة من الاصابة ، قد لا تكون هناك تأثيرات واضحة للمرض ، ولكن مؤخرا تصبح الحشرة خاملة . وقد تصبح الاناث عقيمة ، مما يؤدى إلى اختزال أعداد الحشرة . وقبل الموت مباشرة – عادة ٥ – ٨ أيام بعد

الاصابة – يتجول العائل على أنصال الحشائش ، حتى يسكن على الجانب السفلى لفرع أو ورقة ، أو يبحث عن وضع أعلى . ويتميز الموت بحدوثه فى فترة بعد بالظهر ما بين الساعتين ٣ ، ٧ مساءا . وعند الموت ، يلتصق العائل بالطبقة التحتية الأخيرة عن طريق أشباه جذور ينتجها الفطر الذى يكون فى نفس الوقت حوامل اسبورانجية وحوافظ جرثومية . وتظهر الحوامل الاسبورانجية عادة من خلال المساحات بين الحلقات ، مكونة حلقات بشكل الوسادة تحيط أجزاءا من الحشرة . وتتكون الحوامل الاسبورانجية أثناء الليل وتطلق حوافظها الجرثومية فى الصباح التالى بينما لا يزال الندى موجودا . ويمكن أن يوقف تكون الحوافظ الجرثومية بالتكاثر الجنسى الذى يؤدى إلى تكوين جراثيما زيجية داخل تجويف الجسم (شكل ١٠٨) .

إصابات ماسوسبورا Massospora Infections . يتبع جنس ماسوسبورا أيضا الانتوموفثورالات ، ولكنه – على عكس انتوموفثورا – يتكون من أنواع قليلة نسبيا . وأكثر الأفراد معرفة فى هذه المجموعة الفطر *Massospora cicadina* (شكل ١٠٩) ، وهو طفيل على الجراد ذو السبعة عشر عاما (MacLeod, 1963) . ومن المحتمل أن تحدث إصابة الجراد تحت الأرض فى بعض الوقت خلال كمونه الطويل . وتتحدد الاصابة بنعومة الأنسجة على الجزء الخلفى لجسم الجراد ، وفى بعض الأحيان ، تتحدد فى الحشرات المذكرة . وعلى العكس من أنواع *Entomophthora* ، يكون هذا الطفيل حوافظا جرثومية بيضاوية فى مجموعات داخل تجاويف فى البطن والتى لا تنطلق بقوة . وأثناء المراحل الأخيرة من الاصابة ، تتساقط الأجزاء الخلفية من البطن فى تتابع . وتصبح الحلقة المكشوفة مملوءة بالحوافظ الاسبورانجية التى تتكسر على سطح الحلقة الشيتينية ككتلة ذات لون كريمى . وعندما تجف كتلة الحوافظ الجرثومية ، تسقط ، وتتكرر



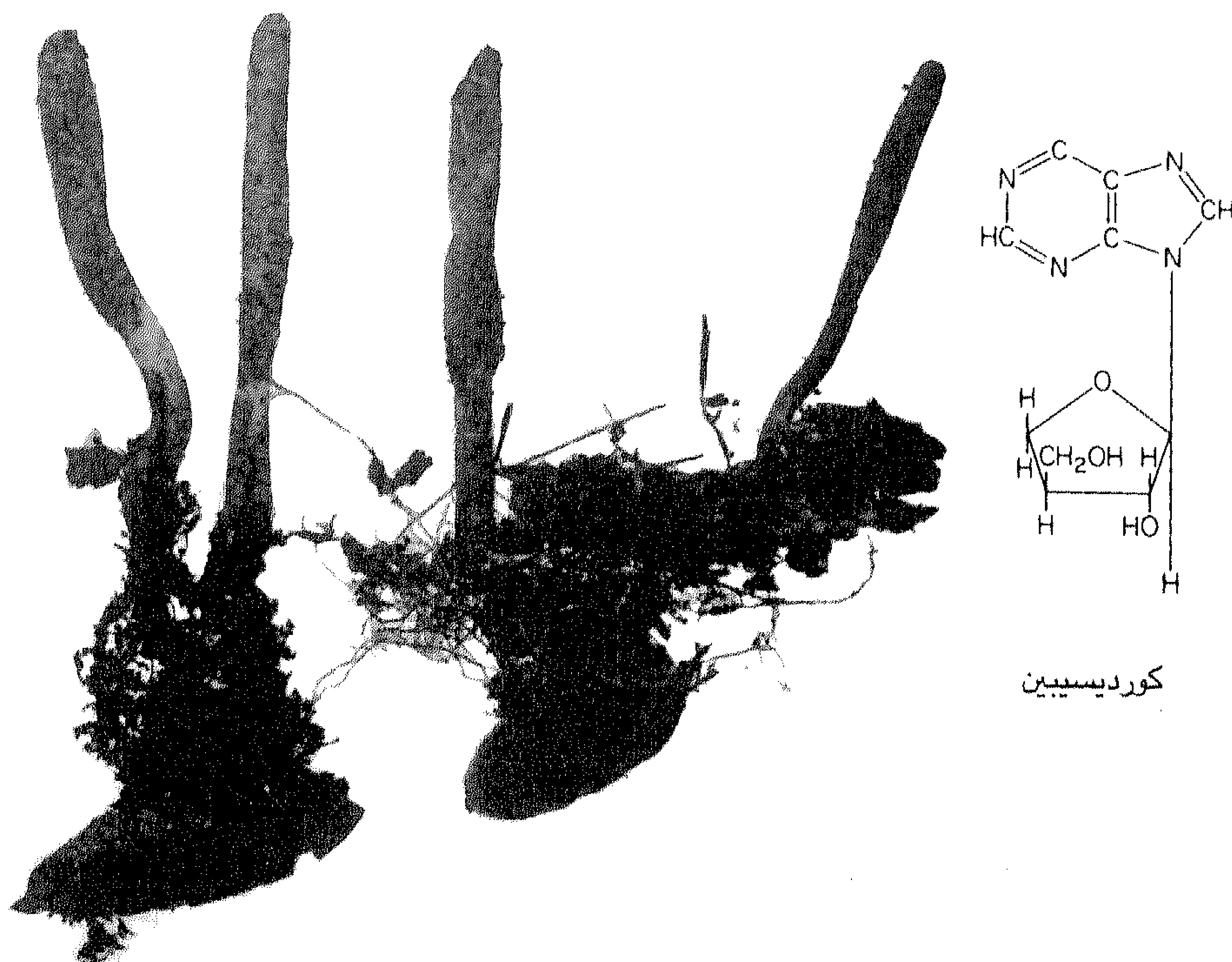
شكل (١٠٩) : الفطر *Massospora cicadina* : (a) حشرة مريضة ويلاحظ الفطر محددا على الحلقات الخلفية . × ٨ ؛ (b) مراحل تكوين الحوافظ الجرثومية على الحوامل الاسبوارانجية . × ٥٦٨؛ (c) حوافظ جرثومية نابتة . × ٥٨٠ ؛ (d) أجسام هيفية . × ٢٦٨ ؛ (e) جراثيم زيجية صغيرة مع أجسام هيفية متصلة . × ٢٦٨ ؛ (f) جرثومة زيجية ناضجة . × ٥٦٨ .

العملية حتى سقوط آخر حلقة فى البطن فى النهاية . وتظل الحشرات فى الطيران حتى يبقى الرأس والصدر فقط . وقد تتكون جراثيما كامنة بنية داكنة (الجراثيم الزيجية) داخل البطن بعد توقف الطور الحافظى .

إصابات كورديسبس Cordyceps Infections : إن أكبر جنس فردى فى الطفيليات الحشرية يقع فى الفطريات الأسكية وهو جنس *Cordyceps* (هيبوكيريالات) ، والذى يضم حوالى ٢٠٠ نوعا . والحشرات التى تصاب بجنس *Cordyceps* تتبع أساسا رتب نصفية الأجنحة ، ثنائية الأجنحة ، حرشفية الأجنحة ، غشائية الأجنحة ، غمدية الأجنحة . وتصاب اليرقات بشدة . كما يهاجم الفطر أنواعا قليلة من العناكب .

وأنواع جنس *Cordyceps* كانت أول الفطريات التى عرفت بمهاجمة الحشرات ، بسبب حشياتها الملونة كأسية الشكل المتميزة التى تخرج من الحشرة المريضة (شكل ١١٠) . وقد وصفت هذه الحشرات المصابة قبلا على أنها «زنابير الخضر» ، «ديدان النبات» ، أو «الأشجار» النامية من الحشرات (McEwen, 1963) . وفى الصين ، اعتبرت اليرقات المصابة بجنس *Cordyceps* أنها علاج وطعام ذو مذاق طيب ، وكانت تعد فى الشوربة . ونظرا لأنها كانت مرتفعة الثمن ، فإن الطبقات المتوسطة والأعلى هى التى كانت تتناولها (Hoffman, 1947) .

وربما يكون الفطر *Cordyceps militaris* هو أكثر الأفراد معرفة فى هذه المجموعة وسيخدم كمثال لتاريخ حياة هذه الفطريات (McEwen, 1963) . وتتجزأ الجرثومة الأسكية المنطلقة فى المواجهة إلى عدد من أجزاء أصغر ، والتى تهبط بعد ذلك على الجلد الرطب ليرقة . يتحول جزء الجرثومة إلى الشكل



شكل (١١٠) : يسار : ثمار أسكية للطفيل الحشرى *Cordyceps militaris* على عذارى العائل . × ٤ر٠ . يمين : مركب كورديسيبين .

المستدير ، وتخرج أنبوبة إنبات تخترق الجلد مباشرة بإذابة الشيتين . وداخل اليرقة ، تنتشر هيفات أسمك بين العضلات والنسيج الدهنى فى جميع تجويف الجسم . تتجزأ الهيفات إلى عدد من الحلقات الاسطوانية ، وتمر إلى الدم ، حيث تستطيل إلى عدة أضعاف حجمها الأصلى . وتنقسم الحلقات إنقساما متكررا بتكوين جدرا عرضية وبالتبرعم لتكون أجساما وحيدة الخلية إضافية . تنتشر هذه الخلايا خلال اليرقة حتى تملأ تجويف الجسم ، وفى نفس الوقت يحدث إحلال أو هضم الدم والأنسجة الرقيقة . وعند هذه النقطة ، تصبح اليرقة ناعمة

ومتراخية ثم تموت . وبعد موت الحشرة ، يصبح جميع تجويف الجسم (باستثناء القناه الهضمية) مملوءا بالخلايا المتبرعمة ، ويتمدد الغلاف أكثر من حجمه وينتفخ . وفى أيام قليلة ، يحل محل معظم أنسجة الحشرة داخل هيكلها الخارجى أنسجة فطرية ، وتصبح الكتلة كلها صلبة . وأنسجة الحشرة تقاوم التحلل بشدة بسبب إنتاج المضاد الحيوى كورديسيبين (شكل ١١٠) ، بواسطة الطفيل (Madelin, 1966) . والطور الكامل للفطر ، هو حشية ثمرية لحمية صفراء أو حمراء كأسية الشكل ، تخرج من اليرقة المحتوية على الحشية . تتكون ثمارا أسكية قارورية فى الجزء القمى المنتفخ من الحشية الثمرية .

أمراض المسكردين Muscardine Diseases : إن كلمة «مسكردين» بالفرنسية تعنى «بونبون» ، ومصطلح «مسكردين» قد اشتق منها بواسطة علماء الأحياء الفرنسيين ؛ وهو مصطلح وصفى لعدد من أمراض الفطر التى تحول الحشرة إلى مومياء بيضاء ، تشبه البونبون لحد ما أو البندق المسكر . والفطر المسئول عن عدد كبير مما سمى بأمراض المسكردين هو *Beauveria bassiana* ، أحد أفراد الفطريات الديتيرية . ويسبب هذا الفطر مرضا فى دودة الحرير ، ثاقب الذرة الأوروبى ، يرقات الفراش القارض وحشرات أخرى (شكل ١١١) . وهذا الفطر أيضا طفيل ضعيف على الحيوانات القارضة والانسان (Macleod, 1954; Petch, 1925; Steinhaus, 1949) .

وأمراض المسكردين المتسببة عن الفطر *B. bassiana* متشابهة ، وتخدم الاصابة المعروفة ليرقة الحرير كمثال (Beauveria, 1914; Steinhaus, 1949) . وفى ديدان الحرير ، تنتقل كونيديات الفطر *B. bassiana* من فرد لآخر عند الاحتكاك . تنبت الكونيديات عن طريق أنبوبة إنبات تخترق مباشرة الجلد

السليم . ورغم أن الاختراق المباشر خلال الجلد هو القاعدة المفضلة فى الحشرات المدروسة ، فإن Gabriel (1959) أوضح أن الكونيديات الموضوعة فى القناة الهضمية بواسطة ماصة ميكرومترية ستنبت فى بعض الحالات وتخترق الطبقة المبطنة للقناة الهضمية . ويفترض أن اختراق دودة الحرير يحدث عن طريق توافق من الضغط الميكانيكى وإفراز إنزيم ، كما هو الحال فى ثاقب الذرة (Lefebvre, 1934) . يتقدم الخيط الفطرى خلال يرقة دودة الحرير ويهضم الشيتين أثناء مروره ، محطما الشيتين . وعندما يخترق الخيط الفطرى خلال الكيوتيكل إلى تجويف جسم الحشرة ، فإن أعداد خلايا الدم تزداد فى فراغ الميسليوم . يتحطم نسيج تحت البشرة ، ويتعدد الفطر فى الدم فى صورة خيوط قصيرة أو أجسام هيفية تتوزع فى جميع أجزاء حسم الحشرة ، وفى النهاية تحطم جميع الأعضاء الداخلية .



شكل (١١١) : الفطر *Beauveria bassiara* على خنفس ميت . × ٢ .

وبتقدم المرض ، يتناقص حجم الدم وعدد خلايا الدم ، فى حين يظهر الفطر زيادة مطردة . كما تحدث تغيرات محددة أيضا فى تركيب الدم : تتغير الحموضة الطبيعية إلى قرب التعادل ، تختفى أحماضا أمينية محددة (خاصة بعد الموت) ، وتتكون بلورات من حمض الاكساليك . كما يتكون أيضا سم فى الدم ، وإذا حقن هذا السم فى يرقة سليمة ، سيؤدى إلى انتفاخها وتصلب جسدها . وفى المراحل الأخيرة من الإصابة ، تقل حركة الدورة الدموية ثم تتوقف ، وتصبح مكونات الدم فى صورة معجون . ويمكن أن يعزى جزء من القتل الفعلى للحشرة إلى زيادة لزوجة الدم (Madelin, 1963) .

وبعد الموت ، يتصلب جسم الحشرة بسرعة ويصبح محمر اللون . وتظهر هيفات الفطر *B. bassiana* خلال ٢٤ - ٤٨ ساعة من الداخل إلى الخارج حيث تنتج جراثيما كونيدية تحت الظروف الرطبة . وفى نفس الوقت تتكون بللورات لامعة ، ربما من أكسالات الأمونيوم والمغنسيوم .

وقد يسبب مرض المسكردين فى ديدان الحرير خسائر إقتصادية بالغة لمربى لدودة . وهذا المرض شديد الاصابة بصفة خاصة فى فرنسا وإيطاليا ، لدرجة الحجر على الأماكن المصابة وعدم السماح للعاملين فيها بزيارة الحاضنات السليمة . ويحدث التلوث للأفراد السليمة بالجراثيم الكونيدية التى تأتى أساسا من الاحتكاك بالأفراد المصابة . ويتم التلوث بسهولة إذا وجدت الجراثيم الكونيدية فى غرف أو صناديق التربية ، وتبقى الجرثومة حية لمدة تصل إلى خمس سنوات فى الهواء الجاف مما يشكل مشكلة كبرى . وإذا ظهر المرض أثناء موسم التربية ، يجب فصل اليرقات المصابة بالأيدى ، أو للتأكيد الأكثر ، يجب عزل جميع اليرقات المصاحبة عن الغذاء بحاجز من سلك غربال . فتستطيع يرقات

الحرير السليمة التجول خلال الحاجز للحصول على الغذاء ، فى حين لن تستطيع الأفراد المريضة من فعل ذلك ويمكن أن تؤخذ وتستبعد . وعندئذ تحرق اليرقات المريضة والميتة . وبين فصلى التربية ، يجب تعقيم الأماكن المحيطة بواسطة مبيد فطرى .

الطفيليات الفطرية كعوامل مكافحة حيوية Fungus Parasites as Biological Control Agents : إن حدوث الإصابات فى الطبيعة يحتمل أن تكون مسئولة عن تحديد أعداد الحشرات . فعلى سبيل المثال ، حشرة البق الدقيقى فى الموالح ليست آفة خطيرة فى فلوريدا لأنها تصاب بالفطر *Entomophthora fumosa* الذى يلائمه فصل النمو الدافئ المطير . وبالمقارنة ، تكون نفس حشرة البق الدقيقى فى الموالح من الآفات الخطيرة فى كاليفورنيا ، حيث يتزامن فصل الأمطار مع الأشهر الباردة ، وذلك لا يناسب نمو الفطر *E. fumosa* ويسمح للآفة الحشرية بالتعدد لأرقام كبيرة (Steinhaus, 1949) . وإذا كان تعداد آفة حشرية ما يختزل بشكل ملحوظ بواسطة فطر فى الحقل ، فكان من المفروض أن توجد أعداد كبيرة من العائل ، مستوى عال من جراثيم الفطر كلقاح ، وظروف جوية ملائمة . والأمطار المتقطعة التى تحافظ باستمرار على وجود رطوبة نسبة عالية مع غشاء مائى فى نفس الوقت هى ظروف مناسبة عموما . فالرطوبة تحافظ على اللقاح الفطرى فى صورة حيوية ، فى حين يناسب الغشاء المائى الانبات . وتتباين الاحتياجات الحرارية ، ولكن تقع الدرجة المثلى عموما بين ٢٠ °م ، ٣٠ °م (Ferron, 1978; Hagen and Van den Bosch, 1968; Mackauer and Way, 1976) .

وقد بذلت مجهودات عظيمة لمعرفة كيف نستخدم إصابة الحشرات بالكائنات

الحية الدقيقة الممرضة لمكافحة الآفات الحشرية . وفائدة المكافحة الحيوية هى توفر كائنات حية دقيقة كثيرة متخصصة على العائل ويمكن استخدامها لمقاومة آفة حشرية خاصة بينما لا يكون ذلك ضارا بالأنواع المفيدة . وبالمقارنة ، تقتل المبيدات الحشرية كلا من الحشرات المفيدة والضارة كما تترك مخلفات كيميائية على أجزاء النبات الذى سيستخدم كغذاء . وقد أجريت مشاريع بحثية عديدة فى جميع بلاد العالم (Ferron, 1978) . وبصفة عامة ، كانت هناك بعض قياسات للنجاح ، خاصة مع الطفيليات الفيروسية والبكتيرية . أما النجاح مع الطفيليات الفطرية فقد كان نادرا لحد ما .

ويمكن أن يشمل استخدام الفطر الطفيلى لمكافحة الحشرات باتباع الآتى : (١) تعديل الظروف البيئية بالطرق الزراعية لاعطاء فرصة لحدوث الاصابة الطبيعية ، فمثلا ، يمكن رش المحاصيل بالماء لزيادة الرطوبة ، أو (٢) تقديم طفيل فطرى مناسب إلى مجموعة كبيرة من الحشرات . وقد وضعت معظم العمليات فى الطريقة الثانية . وقد أجرى البحث الأول فى هذا الموضوع بواسطة (1927) Dustan ، الذى وضع حشرات مريضة فى صندوق ثم أطلق بعضها لتصيب آفات حشرية سليمة . وقد تحصل على مكافحة جزئية لبقة التفاح الخضراء ومصاص التفاح الأوربى . وفى الدراسات الأحدث ، تنتخب السلالات الأكثر قدرة مرضية فى المعمل ، تنمى على مزرعة للحصول على عدد كبير من الجراثيم ، ثم تنشر صناعيا فى الحقل . ويجب أن تختار السلالات المناسبة ذات القوة المرضية للآفات الحشرية والمتخصصة للعائل لدرجة أنها لاتكون محددة فقط على الآفات الحشرية بل أيضا لا تكون ممرضة للفقاريات . وحاليا ، توجد حالات بسيطة فقط توضح ظهور أخطار لافتقار التخصصية للعوائل الحشرية . وإذا ما عزلت السلالة المناسبة وزرعت ، فإنها يجب أن تطلق فى الحقل تحت ظروف مناسبة . وهذه لحد

ما صعبة ، إذ يعتمد النجاح غالبا على كثافة الآفة الحشرية ، الرطوبة ، أو هطول الأمطار (Ferron, 1978) . وعلى سبيل المثال ، رغم أن أنواعا من جنس *Entomophthora* تصيب المن وتقلل أعداده الطبيعية ، فإنه من الصعب الحصول على معدل موت عالى باستخدام الجراثيم المقدمة لأن المن عموما لا يتوفر بكثافة كافية للسماح بنشاط الفطر (Hagen and Van den Bosch, 1968) .

وتشير الدراسات الحقلية أن حشرات محددة يمكن مكافحتها بالفطريات المرضة تحت الظروف التجريبية . فمثلا ، حوالى ٦٠ ٪ من يرقات البعوض الخارجة من بيض خال من الاصابة يمكن أن تصبح مصابة بالفطر *Coelomyces* فى الطبيعة ، وبذلك يمكن اقتراح أن النشر الصناعى للفطر *Coelomyces* بواسطة الانسان يمكن أن يكون مفيدا فى مقاومة البعوض (Chapman, 1974) . وفى الاتحاد السوفييتى ، استخدم معلق جراثيم كونيدية للفطر *Beauveria bassiana* لمكافحة خنفساء كلورادو والفراشات القارضة . وكان استخدام الفطر *Metarhizium anisopliae* فعالا فى اختزال تعداد خنفساء نخيل جوز الهند فى تونجا ونطاط الأوراق على قصب بالسكر فى البرازيل .

والآن يوجد تحضير يحتوى على كونيديات الفطر *M. anisopliae* متاحا للزراع فى البرازيل ، الذين بدأوا استخدام المكافحة الحيوية فى عملياتهم اليومية . وعموما ، يتطلب الأسر تطورا أكثر قبل استخدام الأمراض الفطرية كمادة مقررة زراعيا لمكافحة الآفات الحشرية (Ferren, 1978) .

الفطريات كطفيليات على الطيور والثدييات :

Fungi as Parasites on Birds and Mammals

إن الطيور والحيوانات الثديية ، بما فيها الانسان وحيواناته الأليفة هى عرضة للمهاجمة بعديد من الفطريات المرضة . ويصطلح على مرض الحيوانات عموما باسم ميكوزيس Mycosis ، ويشتق اسم هذا المرض العام بإضافة osis- أو mycosis- إلى اسم الفطر المسبب . فعلى سبيل المثال ، مرض سبوروتريكوزيس sporotrichosis - وهو شائع بصفة خاصة بين العاملين فى الحدائق ومحلات الزهور وجامعى الفراولة – يتسبب عن الفطر *Sporotrichum schenckii* ، وهو فطر يوجد على النباتات ويدخل جسم الانسان فى مناطق الجروح ، التى ربما تتسبب عن طريق الأشواك . ومرض كوكسيديوميكوزيس Coccidiomycosis - مرض رئوى فى الحيوانات القارضة ، حيوانات أخرى ، والانسان – يتسبب عن الفطر *Coccidioides immitis* . وبعض الأمراض ، مثل القدم الرياضى أو القوباء ، تعرف ببساطة عن طريق اسمها الوصفى الشائع .

والأمراض الفطرية للحيوانات الراقية والانسان قليلة ، وربما نادرة لأن الفرد يهرب من الاصابة الفطرية أثناء حياته . أما الأمراض الشائعة مثل قوباء الرأس فغالبا تحدث بنسب وبائية بين أطفال المدارس أو بين حيوانات المزرعة . وأصيبت أفراد كثيرة بأمراض خفيفة تم شفاؤهم منها سريعا وقد عرفوا أنهم أصيبو بمثل هذا المرض فقط عندما اختلطوا بعينات مصابة . ويبدو أن بعض الأمراض تحدث بين الناس فى مواقع معينة . فعلى سبيل المثال ، يحدث مرض الهستوبلازموزيس histoplasmosi بكثرة بين العاملين بمزارع الدجاج ومستكشفى الكهوف لأن الفطر المسبب يوجد فى التربة وفى زرق الدجاج ، الطيور الأخرى ، والخفافيش

ويمكن أن تتعلق الجراثيم بالهواء . وبالرغم من الحدوث الشائع للأمراض الفطرية ، فإنه توجد نسبة موت قليلة نسبيا بين البشر والتى تعزى مباشرة إلى هذه الأمراض . ففى عام ١٩٧٣ ، عزيت ٥٣٠ حالة وفاة فقط فى الولايات المتحدة للأمراض الفطرية (Emmons *et al.*, 1977) .

الفطريات The Fungi : تنتمى الفطريات التى تسبب أمراضا للحيوانات الراقية إلى مجاميع فطرية مختلفة ، متراوحة بين أمثلة قليلة فى الكيتريديالات إلى بعض أفراد فى الأجاريكالات . وتتسبب أمراض القطيع بواسطة أفراد من الميوكورالات *(Mucor, Absidia and Rhizopus)* ، والتى يمكن أن تغزو الجهاز العصبى المركزى أو تسبب إجهاضا . وتتسبب غالبية الأمراض بالطور الكونيدى لأفراد من الفطريات الأسكية أو الديتيرية . وفى الفطريات الأسكية ، تتضمن الفطريات المرضة الخمائر ، الفطريات الأسكية البلكتوميستية ، والفطريات الأسكية القارورية . وتتضمن أفراد الفطريات البازيدية المعروفة بتطفلها على الحيوانات الفطر *Ustilago maydis* (المسبب المرضى لتفحم الذرة) الذى عزل من حالة إصابة لعامل مزرعة (Fischer, 1965) ، *Ustilago hypdytes* ، الذى يسبب بقعا جلدية بين العاملين فى قصب السكر وصانعى السلال (Bereston, 1974) ، وفطرى عيش الغراب *Schizophyllum commune* ، *Coprinus cinereus* (Rippon, 1978) .

والمدى العوائلى متسع نسبيا فى هذه المجموعة ، ويمكن لفطر متطفل أن يصيب عدة أنواع حيوانية . ومعظم الأمراض التى تصيب الانسان تحدث أيضا على الحيوانات المنزلية والبرية . والفطر *Entomophthora coronata* – أحد أفراد الإنتوموفثورالات التى تسبب أمراضا للحشرات – يسبب أيضا مرضا

للخيل والبشر يتميز بسيولة الأنف ، وكتل حبيبية تحت جلد الوجه ، وإصابة الأطراف . ويمكن أن توجد درجة من التخصصية فى حالات معينة . فمثلا كوكسيديوميكوزيس يحدث كثيرا بين الذكور ذوى الجلد الغامق (السود ، المكسيكيين ، والفيليبينيين) بين أعمار ٣٠ ، ٥٠ سنة ، فى حين تتمتع الإناث ذوات البشرة البيضاء بالمناعة العظمى لهذا المرض .

ومعظم الفطريات التى تسبب أمراضا للحيوانات الراقية طفيليات اختيارية ويمكن عزل هذه الفطريات بانتظام كبير من التربة . وهى تتحين الفرصة ، فإذا تمكنت من دخول حيوان خلال جرح أو قصبة هوائية فإنها تتحول إلى متطفلة . والفطريات *Rhizopus* ، *Aspergillus fumigatus* ، *Coccidioids immitis* مترممات شائعة تنتشر باتساع فى البيئة ومع ذلك يمكنها إحداث أمراضا خطيرة . ورغم أن جراثيم مئات عديدة من أنواع الفطريات المترممة يمكن أن تستنشق داخل الانسان أو الحيوان ، تقع على الجلد من اتصال مباشر ، أو تدخل الجروح ، فإن عددا بسيطا جدا من الأنواع هو الذى يستطيع إحداث الاصابة . فحوالى ٦٠ نوعا فقط من الفطريات يمكن عزلها بانتظام من أعضاء الانسان ، وقد عزل ضعف هذا العدد على الأقل فى حالات نادرة (Emmons, 1960) . وباستثناء أفراد الجلد ، فإن التربة تخدم كمصدر لقاح للفطريات المرضة . واحتكاك حيوان بحيوان أو إنسان بانسان يندر أن ينتج عنه انتشار الطفيل . والتطفل الاجبارى نادر أو غائب بين الفطريات التى تسبب أمراضا للحيوانات الراقية ، ولم يعرف أى فطر إجبارى التطفل على الانسان .

وتقع الفطريات التى تسبب أمراضا للحيوانات فى ثلاث مجموعات رئيسية : (١) الفطريات التى تسبب إصابات جهازية عميقة داخل الأنسجة (متضمنة

الأعضاء الحية أو الجهاز العصبى) وهى غالبا خطيرة ؛ (٢) فطريات (الجلد) التى تسبب إصابات ظاهرة وعادة بسيطة على الجلد ، القرون ، أو أنسجة تحت البشرة ؛ (٣) الفطريات التى تسبب إصابات وسط فى شدتها بين النوعين السابقين .

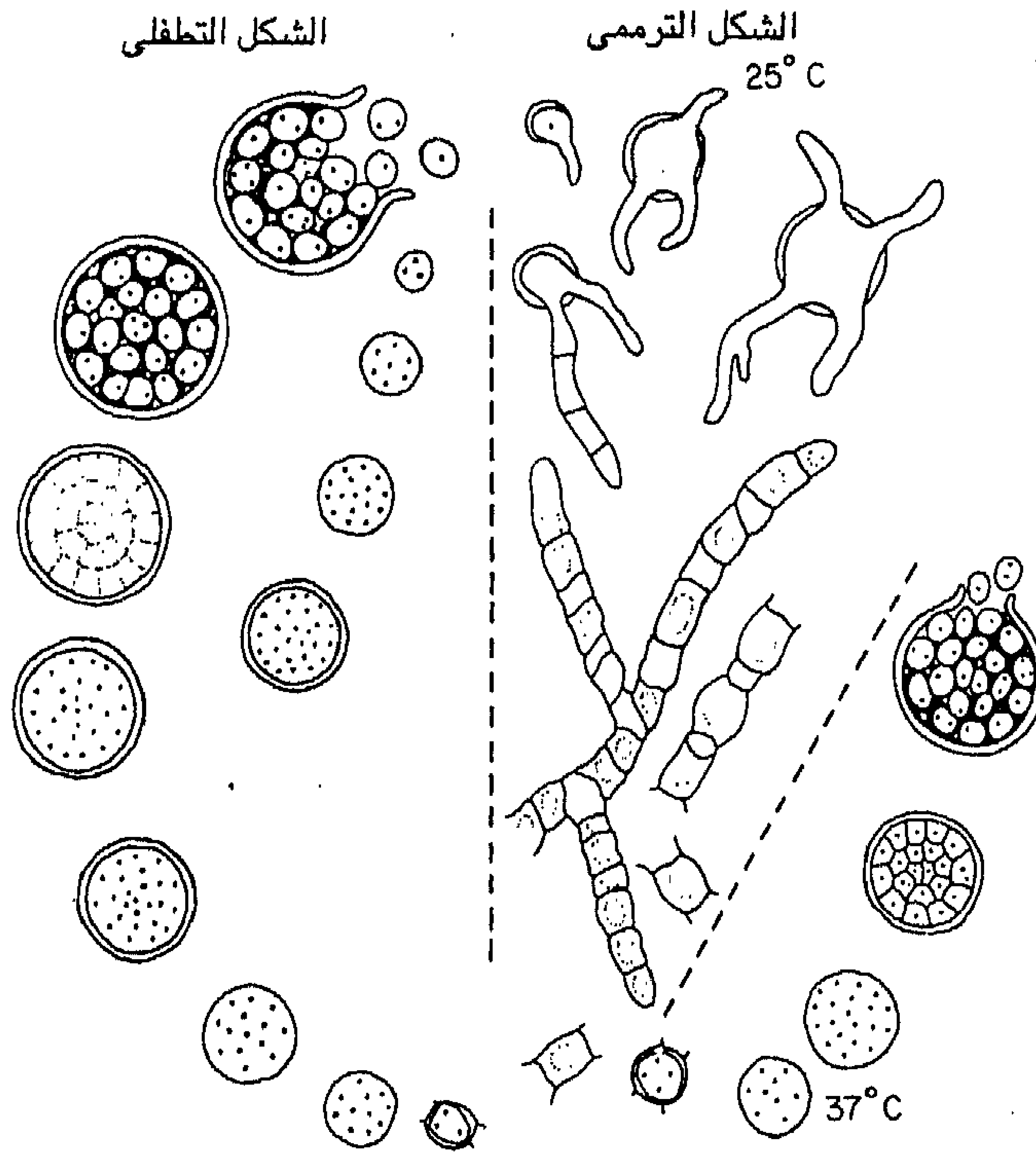
الأمراض الجهازية Systemic diseases : تظهر الفطريات المسببة للأمراض الجهازية فى الطبيعة فى صورة مترممات متجرثمة وغالبا تتمكن من دخول الجسم عن طريق تنفس الجراثيم (الانتقال المباشر من فرد لآخر نادرا مايحدث) . وإذا استنشقت الجراثيم ، فإن الرئتين تكون أول الأعضاء التى تصاب . وتتشابه الأعراض مع أعراض السل وتشمل تكوين درن أو تجويف داخل الرئتين أو إلتهاب الرئتين . ومن ناحية أخرى ، يمكن أن تدخل الجراثيم الجسم عن طريق جرح خارجى يتسبب عن الأشواك أو غيرها . وفى هذه الحالة الأخيرة ، تتكون قرحا مفتوحة تشبه الثقب على النسيج الخارجى . ينتشر الطفيل إلى أجزاء الجسم الأخرى فى الدم والليمف ، وتحدث إصابات إضافية فى أعضاء داخلية أخرى أو فى الجهاز العصبى . ورغم أن بعض الإصابات تكون خفيفة نسبيا وغير ملحوظة ، فإنه توجد حالات مزمنة أو حادة .

وإذا ما اتصل الفطر بالجسم ، فإنه إما أن يكون قادرا أو غير قادر على غزو الأنسجة كطفيل . وبعض الفطريات التى تسبب إصابات جهازية تنجح بصفة خاصة كطفيلات . إذ لها القدرة على التكيف على درجات الحرارة العالية فى جسم العائل ولطاقة الأكسدة / الاختزال المنخفضة فى الأنسجة . والفطريات الجهازية تتغلب أيضا على ميكانيكيات دفاع العائل بتوافقها للنمو السريع المعدل وعدم حساسيتها لميكانيكيات الدفاع . وبعكس كثير من الفطريات المرضة ، لا

تعتمد معظم الفطريات الجهازية الناجحة على إضعاف العائل أو ضرره لكى تثبت نفسها . ومن أحد القرائن التى تشارك فيها الفطريات الجهازية الفطريات المرضة القليلة الأخرى هى أنها ثنائية التشكل (Rippon, 1978, 1980) .

والفطريات ثنائية التشكل توجد فى شكلين مورفولوجيين محددين . أحدهما مثل الطور الرمى والثانى هو الطور التطفلى . فبينما تتطفل الفطريات داخل الأنسجة ، فإنها تكون أجساما وحيدة الخلية تشبه الخميرة أو تكون جراثيما سميكة الجدر . وإذا زرعت هذه الفطريات على بيئة صناعية عند درجة حرارة متوسطة (٢٥°م) ، تتكون مستعمرات ذات ميسليوم وجراثيم كونيدية . وعند درجات الحرارة العالية (٣٧°م) ، يكون شكل الخلية الناتجة مطابقا للطور التطفلى (شكل ١١٢) . وإذا حقن فطر متطفل ثنائى التشكل طبيعيا ومنتشرا فى حيوان من ذوات الدم الحار – إذا حقن – داخل حيوان من ذوات الدم البارد مثل ضفدعة أو سحلية ، والذى سيبقى بذلك عند درجات حرارة ٢٥ – ٢٧°م ، فإن الفطر يبقى فى الطور الميسليومى ولا يستطيع إحداث إصابة جهازية وعلى العكس من الفطريات ثنائية التشكل والتى تسبب إصابات جهازية ؛ تكون الفطريات التى تهاجم الأنسجة الخارجية غير ثنائية التشكل ولكنها توجد داخل البقع فى صورتها الميسليومية . وإذا أمكن زراعة فطر يحدث إصابة ظاهرية وإجباره على تكوين الشكل وحيد الخلية ، فإن الخلايا الوحيدة يمكنها أن تسبب إصابة جهازية إذا حقنت داخل حيوان . وتشير مثل هذه الحالة إلى أن قابلية الفطر لإحداث إصابة جهازية يرتبط بقابليته لأن يكون ثنائى التشكل وأن يكوّن الشكل وحيد الخلية .

ومن أمثلة الأمراض الجهازية مرض كوكسيد يوميكوزيس ، الذى يعرف أيضا



شكل (١١٢) : دورة الحياة والتشكل الثنائى للفطر *Coccidioides immitis* ، يوضح كلا من الشكلين الترممى والتطفلى عند درجتى حرارة ٢٥ْم ، ٣٧ْم .

باسم حمى سهل سان جاكوين ويتسبب بالفطر *Coccidioids immitis* . وهذا الفطر ثنائى التشكل ينتج ميسليوما وجراثيما مفصلية فى التربة . تستنشق الجراثيم المفصلية وتصبح كروية خلال ساعات أو أيام قليلة . وتقوم الجرثومة المفصلية المتضخمة بوظيفة حافظة جرثومية عندما تنضج وتنشق داخليا إلى جراثيم اسبورانجية . تتحرر الجراثيم الاسبورانجية عندما يتمزق الجدار الخارجى ، وبعد انتشارها داخل الجسم وتمام نضجها ، تقوم كل جرثومة اسبورانجية بدور حافظة جرثومية وتنتج جراثيما اسبورانجية إضافية بالتشقق

الداخلى . ورغم أن المراحل الجنسية غير معروفة ، فإن هذا الفطر يشبه الفطريات الزيجية لأن طريقة تشقق جراثيمه الاسبورانجية تشبه ما يحدث فى أفراد الفطريات الزيجية (Emmons *et al.*, 1977) .

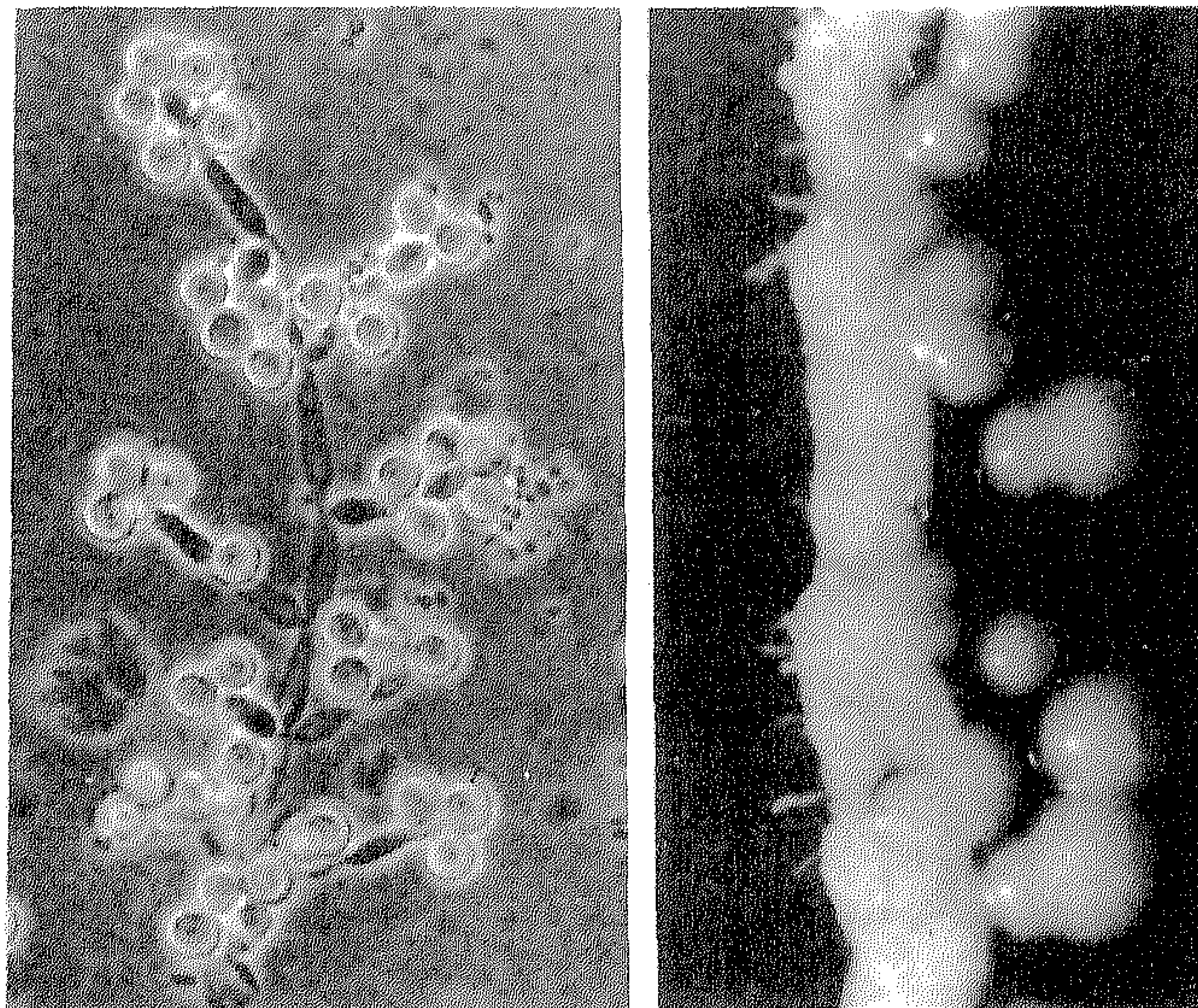
ويحدث مرض الكوكسيديوميكوزيس فى القوارض ، الكلاب ، الخيول ، قطعان الماشية ، والأغنام وكذلك فى الانسان . وهو يحدث أساسا فى الأجزاء الجنوبية الغربية من الولايات المتحدة ، حيث يسود جو جاف مترب وتكون جراثيم الفطر منتشرة فى الجو المحيط . وفى هذه المنطقة ، أصيب بالفعل جميع السكان المقيمين فى وقت أو آخر ، وقد تكون الاصابة خفيفة جدا لدرجة أن التخلص منها أمكن التوصل اليه بالحقن الداخلى بمضاد جينى (آنتيجين) لفرط الحساسية (Emmons, 1960) . ويمكن ألا تلاحظ الاصابات الخفيفة أو أنها تنتج أعراضا تشبه الربو أو السل . وفى الحالات الشديدة ، ينتشر الفطر فى الجسم كله مع تيار الدم ، مما يؤدى إلى تكوين بقعا على الجلد ، أنسجة تحت البشرة ، العظام ، الأربطة ، الأعضاء الداخلية ، والمخ . وتشمل أعراض الإصابة حمى ، برودة ، إغماء ، نحافة متقدمة ، والموت فى حالة انتشار الجراثيم داخليا . وفى الحيوانات المنزلية ، لا تكون الاصابة بالفطر *Coccidioides immitis* خطيرة عموما ولا تسبب مرضا ظاهرا . والاصابة القديمة أو الحديثة لا يمكن ملاحظتها على الحيوان إلا باختبار أنتيجين للدم أو درنات الرئة أو عقد الليمف بعد الذبح (Blood and Henderson, 1960) . وفى عينة أغنام أختبرت فى كاليفورنيا ، أظهرت ٥٢ ٪ منها نتيجة إيجابية لاختبار الجلد للكوكسيديوميكوريس ، بينما حوالى ٢٠ ٪ فقط من القطعان المذبوحة المختبرة فى أريزونا احتوت البقع المميزة (Maddg, 1960) .

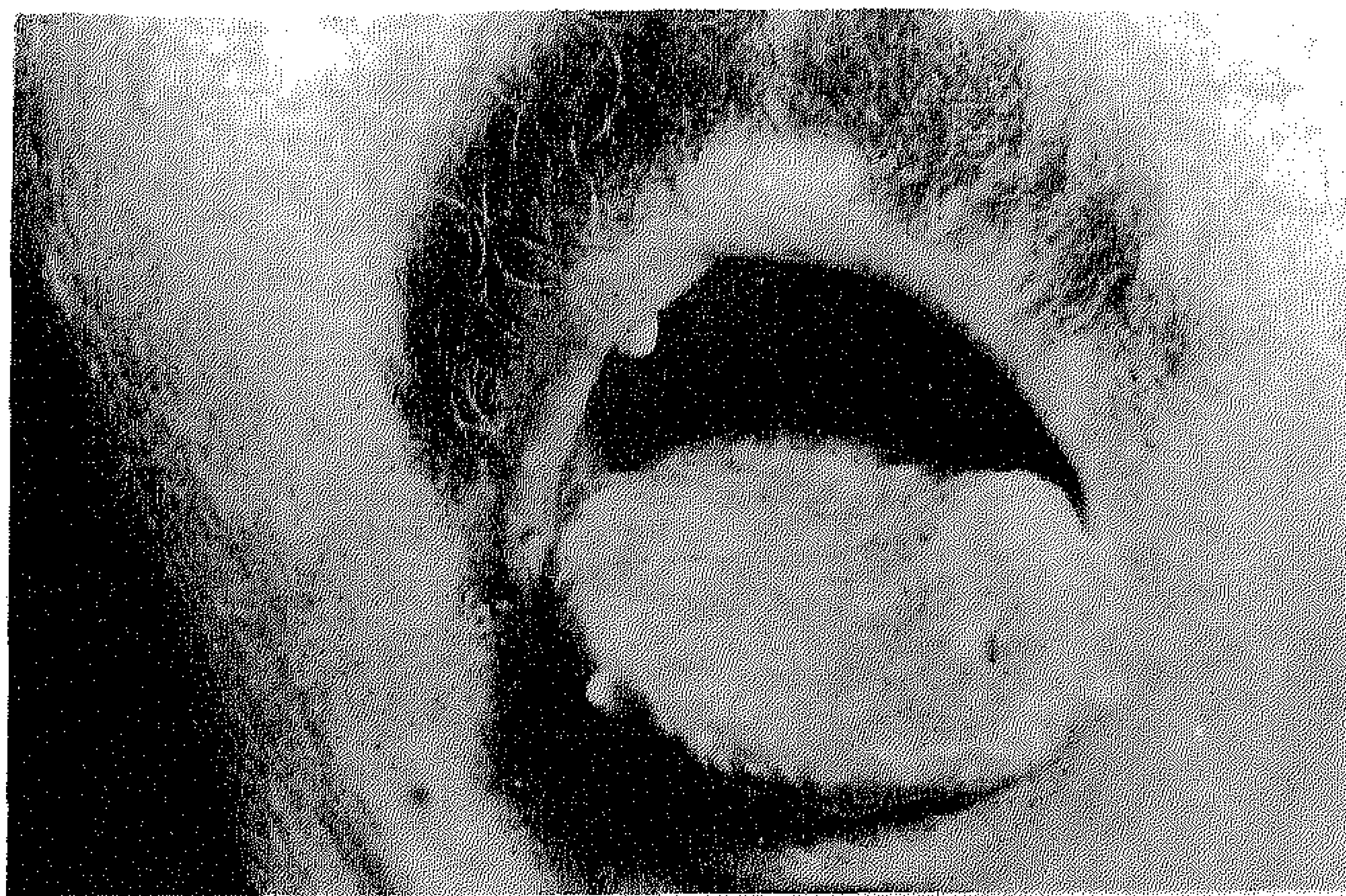
وتنتج عادة أجساما مضادة وبالتالى مناعة من أى إصابة تحدث بفطر جهازى . وتساعد هذه المناعة الفرد على محاربة الاصابة الأصلية وتمنع حدوث إصابات أخرى بنفس نوع الفطر . والمناعة التى تتكون وتنمو أثناء فترة المرض تؤدى إلى الشفاء الطبيعى من المرض وبدون معالجة إضافية .

ويتضمن علاج الأمراض الجهازية الراحة فى الفراش والتغذية المكثفة . وهذا يمكّن المناعة الطبيعية لأن تنمو ويشفى المريض . ويمكن استخدام أدوية محددة مضادة للفطر مع تباين درجات النجاح ، كما أن تأثير دواء معين يختلف حسب المرض . والمضاد الحيوى أمفوتيريسين – ب amphotericin B يساعد جدا فى مثل هذه الحالات .

الأمراض المتوسطة Intermediate diseases : تحدث بعض الفطريات المتطفلة على الجلد ، أنسجة تحت البشرة ، الرئتين ، أو الأغشية المخاطية وقد تمتد إلى أعماق أكثر داخل الأنسجة . وبعكس الأمراض الجهازية لا تنتشر الاصابة بانتظام لأجزاء أخرى من الجسم . ويمكن أن تحدث الاصابة باستنشاق الجراثيم ، أو بدخول الجراثيم عن طريق جرح ، أو بالاحتكاك الخارجى مع الفطر أو بتناول الجراثيم مع الطعام . وعلى العكس من الأمراض الجهازية ، يصعب تكوين مناعة متخصصة ضد هذه الأمراض . وأمثلة الأمراض المتوسطة تشمل الكانديديوزيس والأسبرجللوزيس .

يتسبب الكانديديوزيس (يعرف أيضا باسم «صفير الطائر») بأنواع مختلفة من جنس *Candida* ، وأكثرها انتشارا *Condida albicans* (شكل ١١٣) . وهذا الفطر هو أحد أفراد الفطريات الديتيرية ويكون دائما خلايا بشكل الخميرة ،





شكل (١١٣) : الفطر *Candida albicans* والمرض الذى يسببه ، كانديديوزيس : (a) الجراثيم الكونيدية والحوامل الكونيدية للفطر *C. albicans* . × ٦٠٠ ؛ (b) مستعمرات للفطر *C. albicans* بشكل الخميرة . × ٥ ؛ (c) مرض الكانديديوزيس على اللسان .

ولكن يوجد بعض الميسليوم . وفطر *C. albicans* هو رمى طبيعى التواجد فى القناة الهضمية أو الرحم ولكنه يصبح متطفلا بسرعة تحت ظروف الضعف مثل نقص الغذاء ، الظروف غير الصحية ، وجود أمراض أخرى ، أو طول استخدام مضاد حيوى . وقد يؤثر الكانديديوزيس على الجلد حول أظافر الأصابع أو بين الأصابع فى الانسان الذى يترك يديه مبللة لفترة زمنية طويلة (مثل غاسلى الأطباق) أو قد يؤثر على الرئتين . وعلى أى حال ، فالكانديديوزيس أساسا مرض أغشية مخاطية ، حيث تتكون بقعا بيضاء - رمادية ناعمة (شكل ١١٣) .

وفى البشر ، قد يحدث الكانديديوزيس كإصابة الرحم ، ويظهر غالبا أثناء الحمل ، عندما يزداد محتوى الجليكوجين فى الأغشية المخاطية فى الرحم ، مما يناسب نمو الفطر . وأثناء الولادة ، يصاب الرضيع بالخلايا الفطرية من الرحم وغالبا ما ينمو الكانديديوزيس فى الفم ، حيث تتكون بقعا على اللثة ، اللوزتين ، اللسان ، أو الأغشية المخاطية . وفى بعض الحالات ، يحدث مغصا للطفل ويتم ذلك عندما يبتلع الرضيع بعض خلايا الفطر *C. albicans* الموجودة فى فمه . والفطر يمكن أن ينتشر فى الجسم فى حالات قليلة ، قد يكون مميتا ، خاصة فى المرضى الذين يعانون من أمراض أخرى . ويحدث الكانديديوزيس أيضا فى ثدييات أخرى وكذلك الطيور (Small, 1971) . فهو شائع فى الطيور المحبوسة فى الأقفاص مثل الكانارى والبراكيت عندما تكون الأقفاص فى حالة غير صحية أو ينقص فى التغذية فيتامين ب . ويتحدد المرض غالبا فى صغار الطائر . كما أن صغار الخنازير تصاب بالمرض إذا غذيت صناعيا (Blood and Henderson, 1960) . تتقيأ صغار الخنازير كثيرا ، تصبح هزيلة عند عمر أسبوعين ، وذات لون أبيض مخطط مستمر يغطى ظهر اللسان والبلعوم . كما لوحظ مرض

الكانديديوزيس أيضا فى قطعان الماشية التى تتغذى جماعيا ، حيث أصيبت بالاسهال وأعراض تشبه الربو ، نتج عنها موت بعض أفراد القطيع .

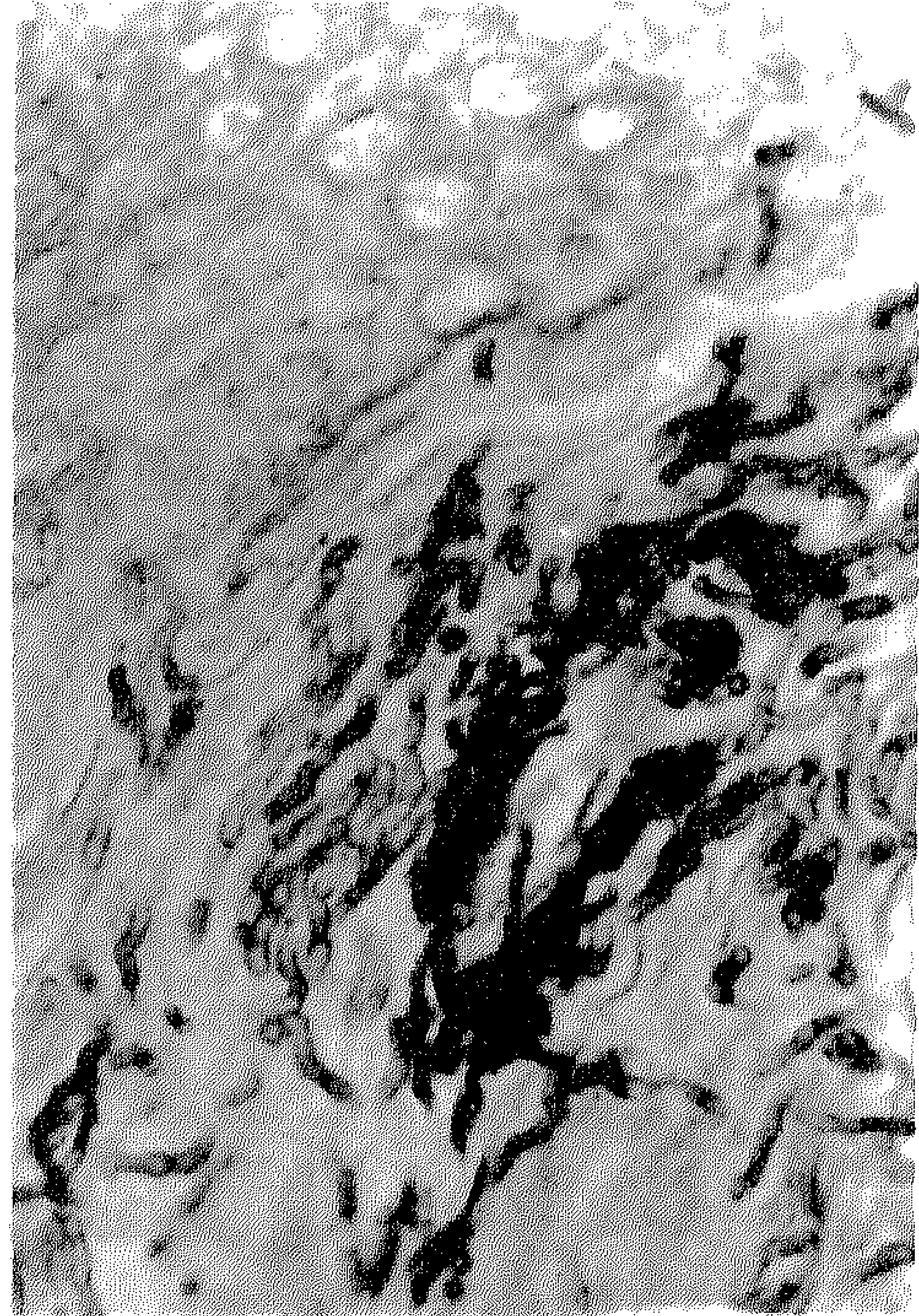
وتختلف معالجة الكانديديوزيس بحسب شدة وموقع الاصابة . فالاصابة الجهازية يمكن أن تعالج بالحقن بالمضاد الحيوى أمفوتيريسين- ب . وللاصابات الموضعية الأخف ، يستخدم مضاد حيوى آخر - نيستاتين nystatin - الذى يمكن تناوله عن طريق الفم أو يستخدم فى صورة دهان للمساحات المصابة .

ومرض الاسبرجللوزيس Aspergillosis المتسبب عن الفطر *Aspergillus fumigatus* ، هو مرض شائع بين الطيور حديثة الفقس (الكتاكيت) ، وغالبا يحدث فى صورة وبائية . تصبح رئتى الطائر الصغير مغطاه بطبقة من الميسليوم والجراثيم لدرجة أن التنفس يكون مستحيلا . وينمو هذا الفطر بغزارة على بقايا النباتات المتحللة ، وتخدم فرشة الأرض غالبا كمصدر هام للعدوى . ورغم أنه أساسا يتطفل على صغار الدجاج ، إلا أن الفطر *A. fumigatus* قد يسبب إجهاضا للماشية والأغنام ، قرحة فى قرنية العين إذا دخل مع جرح ، ومرض فى نحل العسل (Emmons, 1960) . والانسان العادى منيع للاصابة بالفطر *A. fumigatus* ؛ ولكن إذا حدثت الاصابة ، تكون الأعراض غالبا عبارة عن مناطق ميتة وتجاويفا فى الرئة .

الأمراض الظاهرية Superficial Diseases : تتسبب الأمراض الخارجية أو الظاهرية بواسطة فطريات تهاجم الجلد أو زوائده (الأظافر ، الريش ، والشعر) . وهذه الفطريات تعرف باسم الفطريات الجلدية dermatophytes وهى أفراد من الفطريات الديتيرية أو أطوار كونيدية من الفطريات الأسكية . وتتحدد الاصابة

بها كاملة على الأنسجة الخارجية ، ونادرا جدا ما تنتشر فى أنسجة أعمق . وأمراض هذا الطراز تشمل مختلف أنواع القوباء ، القدم الرياضى ، ومرض إبيدرموفيتوزيس (شكل ١١٤) .

توجد الأمراض الجلدية الفطرية فى جميع أنحاء العالم . وتختلف الأهمية النسبية لأى مرض من منطقة لأخرى ، متأثرة بالظروف الجوية المحلية ، التغذية ، الاهتمام بالنظافة ، أو عادات الملابس التى قد تؤدى إلى تجمع العرق فى أجزاء خاصة من الجسم . وهذه الفطريات واسعة الانتشار كرميات تربة ويمكن أن





شكل (١١٤) : مرض جلدى ، إبيدرموفيتوزيس : (a) أعراض الاصابة على اليد ؛ (b) الفطر *Epidermophyton* ، داخل نسيج اليد ، × ٤٨٠ .

تحدث المرض عند اتصالها بالعائل الذى يرقد على التربة ؛ مثل الكلاب ، القطط ، الخيل ، الماشية ، الأغنام ، والقرود والتى ستنقل الاصابة إلى الانسان إذا أوتيت الفرصة ؛ أو كعوامل اصابة تحدث بأفضلية على الانسان . وهى تمر من فرد إلى آخر بالاحتكاك . والطراز الأخير يمكن أن يكون مسئولا عن إحداث وباء بين البشر . فالجراثيم والميسليوم يكونان غزيران فى بيئة الجلد ، الشعر ، والريش التى تسقط من الأفراد المرضى . والاحتكاك المتكرر بالمريض ليس صحيا ، وتحدث الاصابة وتشتد تحت ظروف معينة . فعلى سبيل المثال ، أثناء حرب ڤيتنام ، ظهر على بعض الجنود الأمريكيين إصابة جلدية فطرية خطيرة على الجسم وفى منطقة إتصال الفخذ بالجذع . وهذه الاصابات تناسبت بالجو الحار الرطب حيث أن هؤلاء الجنود خاصة كانوا يسيرون فى المستنقعات ويطمرون فى الماء إلى منطقة الوسط أو أعلى . وكل إنسان تعرض ولو لمرة واحدة على الأقل لمرض جلدى أثناء حياته وأحيانا تتكرر الاصابة . فمثلا ، القدم الرياضى هو من الأمراض شائعة الحدوث ، وأحيانا تشخص لأكثر من ٥٠ ٪ من أفراد عينة ، (Emmons, 1940) . وبالرغم من انتشار الطفيليات فى كل مكان تقريبا وإمكانية حدوث وباء ، فإن العدد الفعلى للاصابات الجلدية يبقى منخفضا نسبيا ، إذا أخذنا فى الاعتبار غزارة اللقاح لكثير من الطرز .

وقلة حدوث الإصابة عن طريق الاحتكاك بالمرضى يمكن أن يعزى من ناحية لحقيقة أن نسبة عالية من البشر منيعة لمهاجمة الأمراض الجلدية الفطرية . وفى حالات أخرى ، لا تأخذ الاصابة مكانها مطلقا لأن اللقاح يزال دائما عن طريق الغسيل بالماء والصابون ولأن الظروف الملائمة لحدوث الاصابة تكون غير موجودة . وتتضمن الظروف الملائمة لحدوث الاصابة بالأمراض الجلدية (١) الرطوبة الكثيرة فى جزء من الجسم مثل أيدى غاسلى الأطباق ؛ (٢) الحدوث

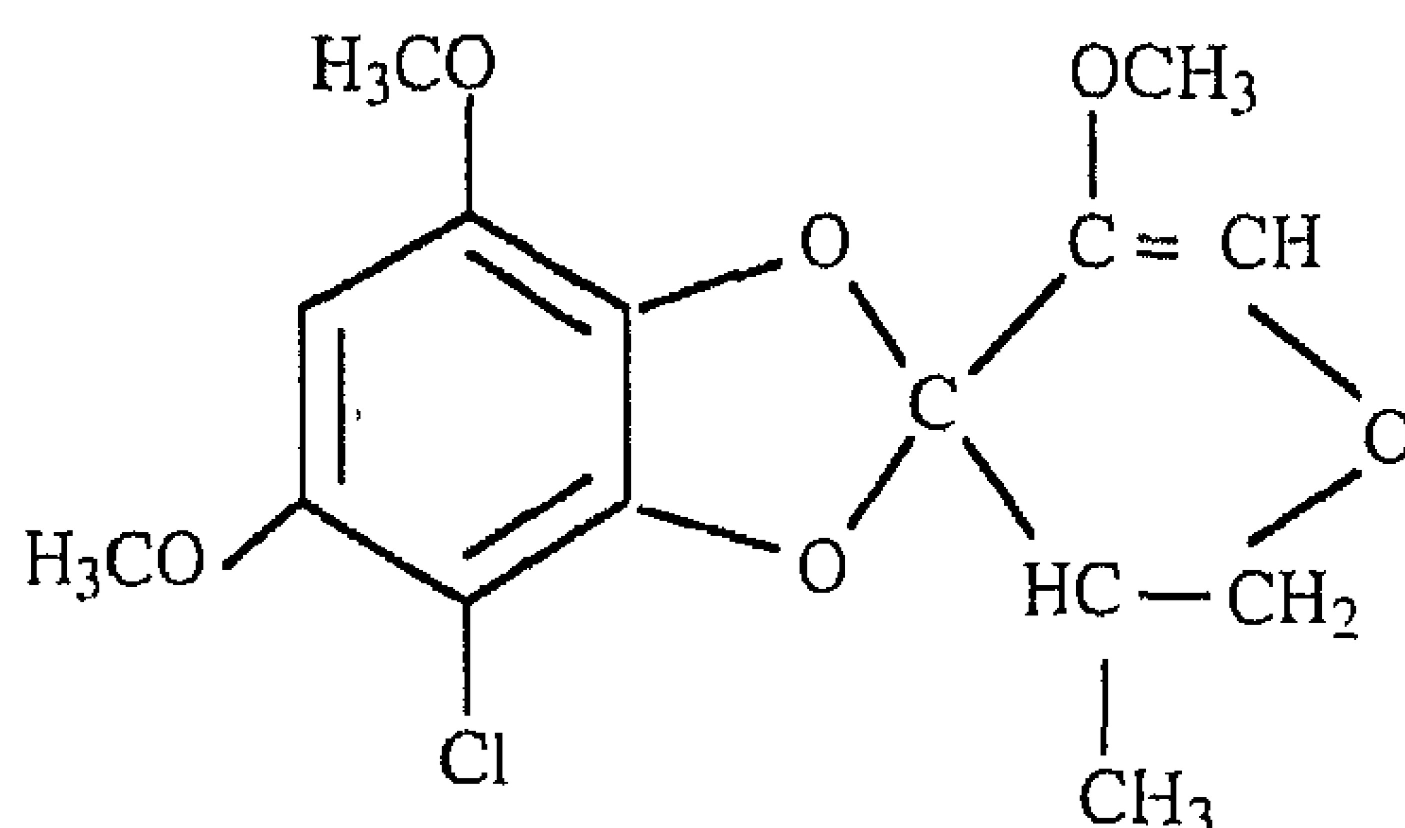
الطبيعى للرطوبة (العرق) ، الجلد الدهنى ، فهو أقل مقاومة من الجلد الجاف ، الذى يسقط دائما خلاياه الخارجية ؛ (٣) القص الجائر للشعر ، كما يحدث عادة فى العنق الخلفى للرجال حيث أن خصلات الشعر عالية القابلية للاصابة والتى كانت مغطاة بطبقة واقية ، أصبحت معرضة للجراثيم ؛ (٤) إرتداء أحذية ضيقة مغلقة فقيرة التهوية والتى لا تسمح للعرق بأن يتبخر ؛ (٥) البدانة ، التى تؤدى إلى انثناءات اللحم ووجود مناطق ضيقة تتجمع فيها الرطوبة (Wilson and Plunkett, 1965).

إن أى مرض فطرى جلدى يمكن أن يصيب الجلد ، الشعر ، أو الأظافر رغم أنه عادة يفضل أحد هذه الأماكن . وعلم أعراض الاصابة هنا هو أساسا يعمل على تحديد منطقة الجسم التى تصاب ، - وبصورة أقل - الفطر المسبب للمرض . ولهذا السبب ، فلفظ درماتوفيتوزيس هو تسمية عادية لجزء الجسم المصاب وليس للمسبب الفطرى . وقد تشمل أعراض الاصابة التهابا أو احمرارا للجزء المصاب ، خشونة ، لمعان ، تشقق أظافر ، وفقد الشعر فى الجزء المصاب .

وكمثال لمرض جلدى ، سنفحص باختصار القوباء . والقوباء مرض جلدى هام فى البشر وكذلك الكلاب ، القطط ، الخيول ، والماشية . وبين الحيوانات ، هذا المرض قد يضعف نمو العجول أو يحطم فراء الحيوانات المرباه لهذا الغرض وكذلك ريش الطيور . وينتقل المرض من نوع حيوانى إلى آخر أو إلى الانسان بالاحتكاك المباشر أو بالاحتكاك بفرشة (أو فراش) ملوث ، السرج ، سيور الجر فى الخيل ، أو مكان التغذية . وفى المناطق الريفية ، ثبت أن ٨٠ ٪ من إصابة الانسان بالقوباء تنتج من إصابته عن طريق حيوان (Blood and Henderson, 1960) . ويتسبب مرض القوباء عن أنواع من جنسى *Trichophyton*،

Microsporum التى تغزو الطبقات الكيراتينية من الجلد ، فروة الشعر ، أو كليهما . يحدث التحلل الذاتى للشعر ويتساقط . كما يلاحظ أيضا تكون بقعا جربية ، جافة مستديرة مميزة . يغزو الفطر النسيج ويؤدى إلى أن تأخذ الافرازات وضعها ، وتتحد الافرازات مع المادة المتساقط لتنتج الجرب . وإذا تكون الجرب ، فإن الفطر لا يستطيع التقدم للداخل فى الجسم لأن الظروف ستكون لاهوائية ، ولهذا فإن الفطر يموت فى المركز ولكنه ينتشر فى المنطقة المحيطة . وبذلك يستمر الفطر فى نموه المطرود مركزيا ، فتمتد دوائر البقع من الداخل للخارج ومن هنا أعطى المرض اسمه . وتلائم الاصابة درجات قلوية خفيفة . وفى الانسان ، يكون الأطفال أكثر عرضة للاصابة لأن درجة حموضة جلدهم تكون حوالى ٥ر٦ ، ولكن درجة الحموضة تقل إلى ٠ر٤ تقريبا بالكبر فى السن عندما تفرز الأحماض الدهنية . فكل من انخفاض درجة الـ pH وفعل الأحماض الدهنية الموقف للفطر يؤديان إلى انخفاض حدوث القوباء فى البالغين . ويمكن أن يحدث الشفاء فى نفس الوقت لكل من الحيوان والانسان . ويمكن معالجة القوباء بإزالة المناطق الجربة بالكشط أو بفرشاه ثم إضافة مضاد فطرى . والمعالجة الجهازية باستخدام جريسيوفلفين griseofulvin تفيد لكل من الطب البيطرى والبشرى .

وغالبية الأمراض الجلدية الفطرية يمكن معالجتها بصورة فعالة بتناول جريسيوفلفين (شكل ١١٥) ، وهو مضاد فطرى حيوى يحضر من الفطر *Penicillium griseofalvum* . ويشترك مركب جريسيوفلفين مع خلايا الجلد بتركيز عال كاف لتثبيط نمو المرض ، رغم أنه لن يقتل الفطر . والمعالجة الموضعية بمادة المبيد الفطرى لا تكون فعالة غالبا لأن العلاج لا يستطيع الاختراق خلال



شكل (١١٥) : جريسيوفلفين .

النسيج المصاب . ومع ذلك ، فان الاصابة المحدودة التى لم تنتشر بعد يمكن أن تعالج بدهان أو محلول يحتوى على مبيد فطرى مثل كبريتيت السلينيوم أو ثيوكبريتات الصوديوم .

الفطريات كمتطفلات على النباتات : Fungi as Parasites of Plants

تتسبب أمراض النباتات بعدد من الكائنات متضمنة الفطريات ، البكتيريا ، الطحالب ، النيماتودا ، الفيروسات ، والحلم . وعدد الفطريات التى تتطفل على النباتات أكبر من عدد بقية الطفيليات مجتمعة .

وكل نوع نباتى قابل للمهاجمة بالفطريات ، ويمكن ملاحظة أمثلة الأمراض النباتية بين الطحالب ، التى تعانى دائما من الاصابة بالكيتريديات بصورة وبائية ؛ وبين الحزازيات التى تصاب بالفطر البازيدى *Eocronartium muscicola* ؛ وبين السراخس التى تتطفل عليها مجموعة أصداء ؛ وبين النباتات الوعائية الراقية ، التى تصاب بأمراض مثل الأصداء ، التفحمات ، البياض الدقيقى ، وغيرها . من أقدم الأمثلة فطريات متحجرة سويا مع نباتاتها العائلة

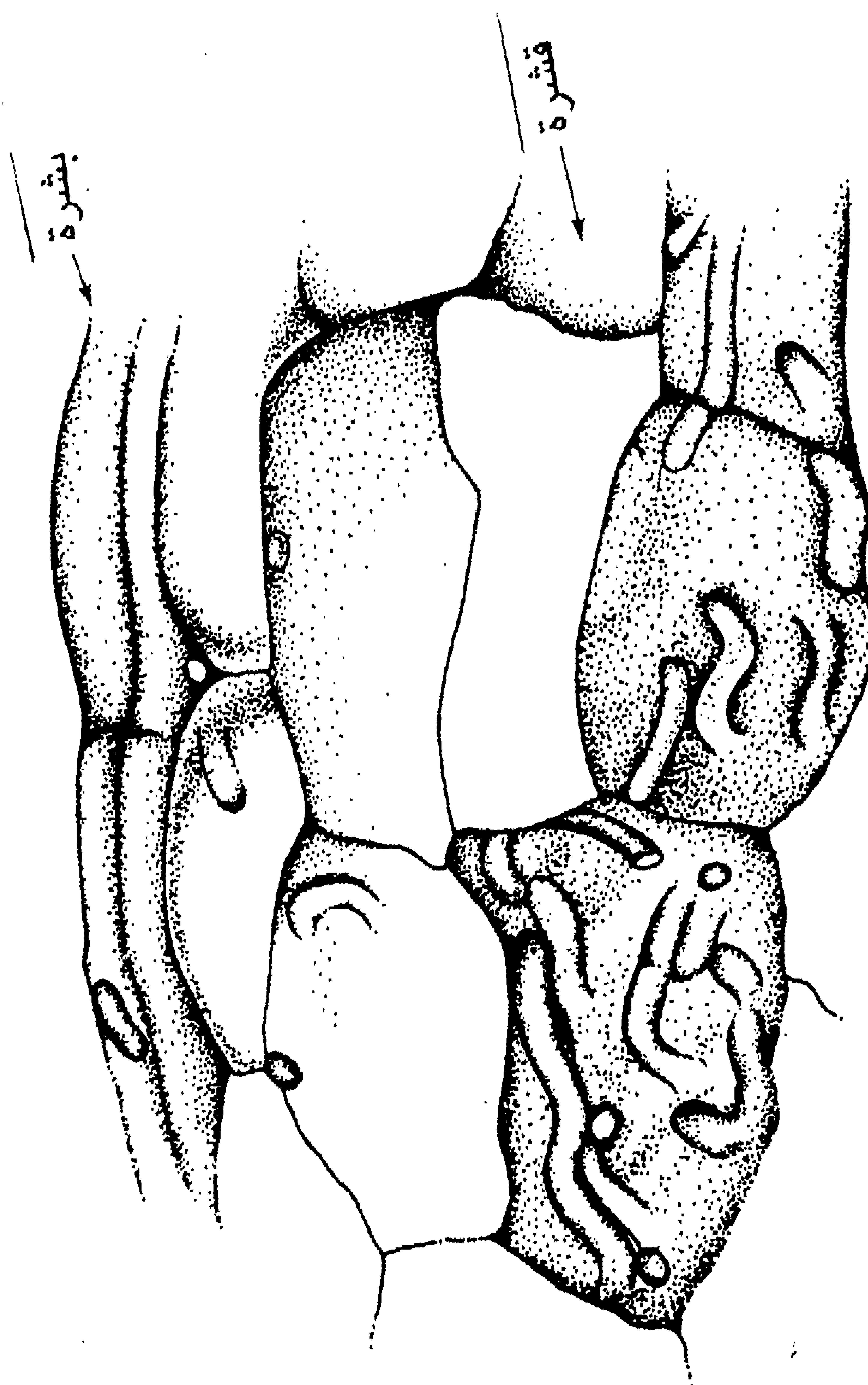
الوعائية (شكل ١١٦) . ولم يتحدد ما إذا كانت هذه الفطريات طفيليات أو متكافلات .

ومن أشهر الفطريات تلك التى سببت أمراضا لمحاصيل الغذاء وأدت إلى مجاعات وخسائر جمة منذ فجر الزراعة . وتوجد عدة رسائل فى الانجيل تشير إلى «اللفحات» «البياضات» و «الندوات» التى أدت غالبا إلى مجاعات . وكمثال (١ الملوك ٨ : ٣٦ ، ٣٧ ، ٣٩) .

«أسمعنا أيها القدوس فى السماوات ، واغفر خطيئة عبيدك .... إذا وجد فى الأرض مجاعة ، إذا كان فى الأرض آفات ، لفحات ، بياض ، جراد ...... أو إذا وجد من يعيش على الكلأ ؛ إذا حاصرهم عدوهم فى أراضيهم ؛ فكم يكون حجم الموت ، وكم يكون حجم الأمراض ...... إذن راعنا أيها القدوس فى السماوات وآمنا فى بلادنا ، وسامحنا .

وقول الحق فى القرآن الكريم : وَأُحِيطَ بِثَمَرِهِ فَأَصْبَحَ يُقَلِّبُ كَفَّيْهِ عَلَىٰ مَا أَنفَقَ فِيهَا وَهِيَ خَاوِيَةٌ عَلَىٰ عُرُوشِهَا وَيَقُولُ يَا لَيْتَنِي لَمْ أُشْرِكْ بِرَبِّي أَحَدًا (٤٢) ﴿الكهف﴾

واعتقد العبرانيون القدماء أن أمراض النباتات كانت عقابا من الرب الغاضب لخطاياهم وبذلك اعتقد الرومانيون أن إله الصدأ (روبيجوس Robigus) كان غاضبا عندما قام غلام ذو اثنى عشر ربيعا بربط قش فى ذيل ثعلب (أخطأ فى أخذ دجاجة والده) ثم أشعل النار فى القش قبل أن يطلق الثعلب . فعاقب روبيجوس الرومانيين على ما فعلوه بإصابة قمحهم وشعيرهم بالصدأ . وكانت التراتيل تتلى سنويا لارضاء روبيجوس . وكانت هذه التراتيل تتضمن غالبا ارتداء ملابس بيضاء ، ذبح كلب أصفر اللون أو حيوانا آخر أصفر ، وعادة ربط مصباح صغير بذيل ثعلبيتعقبوه بعد ذلك فى الحقول (Stakman and Harrar, 1957) .



شكل (١١٦) : ميسليوم فطر سرخس بين خلايا البشرة والقشرة لجذر نبات من العصر الكربوني

والمجاعات التى تسببها أمراض النباتات يمكن أن توجد حتى فى العصور الحديثة . ففى الأعوام من ١٨٤٥ إلى ١٨٦٠ ، مات مليون انسان فى أيرلندا نتيجة للمرض والجوع بعد القضاء على محصولهم من البطاطس بواسطة مرض اللفحة المتأخرة فى البطاطس (المتسبب عن الفطر *Phytophthora infestans*) . وإضافة لذلك فقد هاجر ٥ر١ مليون مواطن (حوالى ربع إجمالى السكان) إلى بلاد أخرى . والبؤس الذى سببه هذا المرض ينعكس فى الرسالة التالية (Large, 1940) .

«فى السابع والعشرين من يوليو» كتب الأب Metthew ، «مررت من كورك إلى دبلن ، وهذه النباتات اليانعة المزهرة فى أبهى صورها وقد قاربت الحصاد . وعند عودتى فى الثالث من أغسطس شعرت بالأسى بسبب العفن الذى أدى إلى فقد كل النباتات . فى أماكن كثيرة كان الناس التعساء جالسين على حواف حدائقهم المحطمة ، يقلبون أيديهم ويئنون بمرارة على الحطام الذى تركهم بلا طعام» .

والهجرة الكثيرة من أيرلندا أثرت على مستقبل كل من أيرلندا والبلاد التى هاجروا إليها . وفى الوقت الحالى ، يمكن لأوبئة أمراض النبات أن تمحو محصولا كاملا إذا كانت الظروف ملائمة لنمو المرض . وناتج محاصيل الحبوب (الذى يغل ٨٠ ٪ من غذاء البشر) يمكن أن يختزل كلية عبر وباء واحد من صدأ الساق . وفى بلد متقدم ، حيث تكون الزراعة ناجحة بما يكفى ويعلو صوت اقتصادى قوى ، لا يمكن أن يؤدى مثل هذا الوباء إلى مجاعة ، كما كان يحدث فى القرون السابقة .

ورغم أن الفقد المفاجئ لمحصول كامل بالأوبئة يأخذ وضع التهديد ، فإن أكثر

الخسائر تنتج عن تغير بسيط فى مرض يحدث عادة بانتظام كبير . وترجع هذه الخسائر إلى نقص غلة المحصول وأيضا إلى تكاليف عمليات المكافحة كعمليات زراعية منتظمة . وفى الولايات المتحدة يقدر متوسط الخسائر ببلايين الدولارات لكل طرز أمراض النبات ، بينما يكون متوسط الفقد فى أى محصول نتيجة للمرض حوالى ١٠ ٪ .

ومنذ ١٩٧٤ ، أدى تداخل عدة عوامل إلى اختزال مخزون العالم من الحبوب إلى مستويات منخفضة جدا . والعوامل التى أدت إلى هذا النقص هى زيادة تعداد السكان فى الدول النامية ؛ إرتفاع استهلاك اللحوم ، الذى ينتج عنه زيادة المطلوب من الحبوب لتغذية الحيوانات ؛ قلة وجود وإرتفاع تكاليف انتاج المبيدات ، الأسمدة ، والمواد الخام ؛ كما تؤثر الظروف البيئية وأخيرا تظهر التأثيرات الضارة لأمراض النبات ومشاكل الآفات (Apple, 1977) . ولتقليل العجز فى إمدادات العالم الغذائية يجب زيادة انتاجية نباتات المحاصيل للحد الأقصى ومقاومة أمراض النبات .

الفطريات المسببة للأمراض : Fungi That Cause Disease

إن الفطريات التى تسبب أمراضا للنبات يمكن أن توجد فى كل المجاميع الفطرية الرئيسية ، متراوحة بين البسيطة فى شكلها الظاهرى مثل *Plasmodiophora brassicae* ، الذى يسبب مرض الجذر الصولجانى فى الكرنب ، إلى الأفراد المعقدة من الأجاريكات مثل *Armillaria mellea* (الفطر العسلى) ، الذى يسبب أعفان جذور للأشجار القائمة . والمجموعتين ذواتى الأعداد الأكبرمن المرضات النباتية هما الديتيرية والأسكية . ومثل هذه

المجموعات المتباينة من الفطريات لها القدرة على التطفل على النباتات الحية بصورة أقل نسبيا .

والفطريات المتطفلة على النباتات تتراوح بين تلك الاختيارية التطفل والتى تعيش معيشة رمية دائمة فى التربة إلى تلك الاجبارية التطفل على النباتات .

القدرة المرضية Pathogenicity : تختلف الطفيليات النباتية كثيرا فى قدرتها على احداث مرض فى مختلف النباتات العائلة . وبعض الفطريات ، خاصة الطفيليات الاختيارية ، لها مدى عوائلى واسع نسبيا . ومن أمثلتها الفطر *Verticillium albo - atrum* الذى عزل من أكثر من ٧٠ جنس نباتى . وطفيليات كثيرة ستصيب أنواعا نباتية عديدة تكون وثيقة القرابة ؛ يجب أن نذكر الفطر *Venturia inaequales*(المسبب لجرب التفاح) والذى يهاجم أنواع الجنس *Malu* . وبعض الطفيليات مثل الاريسيفالات متخصصة جدا لدرجة تستطيع فقط مهاجمة نوع واحد من العوائل . والتخصصية للعائل تبلغ ذروتها إلى بعض السلالات من الطفيليات النباتية التى تستطيع فقط مهاجمة سلالات وراثية محددة أو خطوطا من نوع عائل فردى ، كما تفعل الأصداء . وتوجد درجات عالية من التخصصية العائل بين الطفيليات الحتمية .

وقد عرف فى كثير من علاقات العائل بالطفيل أن كلا من مقاومة العائل والحالة المضادة ، قابليته للأصابة ، والقدرة المرضية للفطر والحالة المضادة ، عدم قدرته المرضية ، تخضع لتحكم وراثى . وواحدة من أكثر العلاقات فهما هى ميكانيكية الجين للجين gene-for gene mechanism التى تحدث بين فطر صدأ الكتان *Melampsora lini* وعائله . فلكل جين يتحكم فى القدرة المرضية فى

الفطر *M . lini* يوجد جين مقابل فى الكتان يتحكم فى المقاومة . ومقاومة سلالة عائل خاصة لسلالة كائن ممرض خاص تحدث فقط عندما تكون الجينات المكملة لكل من العائل والطفيل سائدة (شكل ١١٧) . وتظهر مشابهات عديدة لميكانيكية الجين للجين بين النباتات العائلة وكائناتها المرضة ، متضمنة العديد من فطريات الأصداء ، التفحمات ، البياض الدقيقى (Flor . 1971) ، وكذلك فطر جرب التفاح *Venturia inaequalis* (Keitt *et al* ., 1959) .

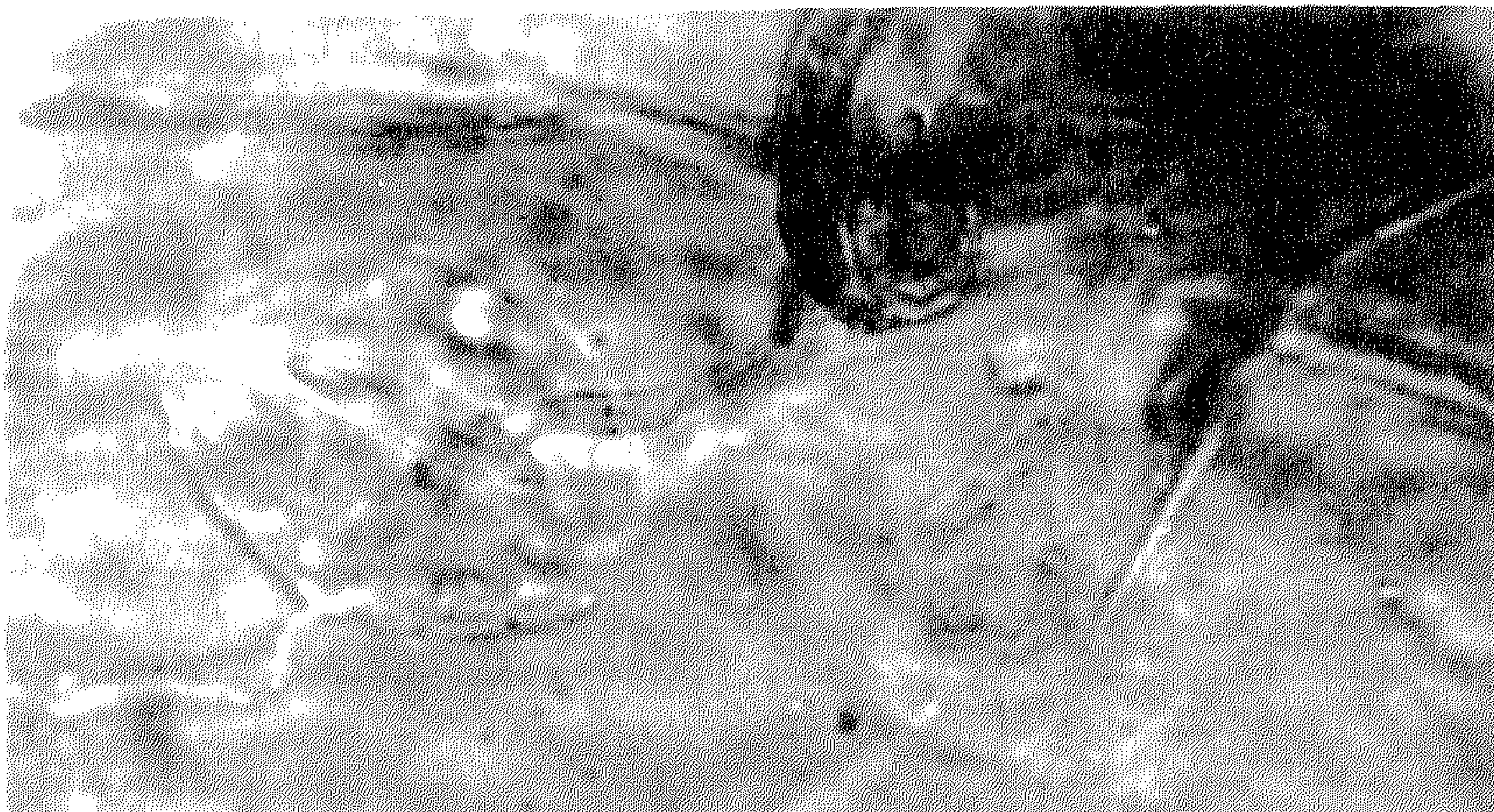
وتظهر أصناف فسيولوجية جديدة ، سلالات ، أو طرز حيوية من الفطريات الممرضة عن طريق الطفرات أو التهجين فى الفطريات المتكاثرة جنسيا (فعلى سبيل المثال ، فى الصداء ، الفصل الخامس) ، والخطوط الوراثية الجديدة فى الممرضات التى تتكاثر لاجنسيا يمكن أن تظهر عبر التطفر ، التباين النووى ، والدورة التزاوجية الجانبية . ويؤدى تكون السلالة إلى المرونة فى الطراز الوراثى ، ويجب أن يتحلى الطراز المورفولوجى الناتج بمقدرة مرضية أعلى ، مما يسمح للفطر بأن يؤسس نفسه على عائل جديد فى الطبيعة .

رقم سلالة الفطر	التركيب الوراثى لسلالة الفطر			التعبير الجينى الظاهر على النبات							
				llmmnn	L	M^a	N^1	LM^a	M^aN^1	LM^aN^1	LN^1
108	$a_L a_L$	A_M^a	A_N^1	S	S	R	R	R	R	R	R
123	A_L	$a_M^a a_M^a$	A_N^1	S	R	S	R	R	R	R	R
52	A_L	A_M^a	$a_N^1 a_N^1$	S	R	R	S	R	R	R	R
156	$a_L a_L$	A_M^a	$a_N^1 a_N^1$	S	S	R	S	R	R	R	S
192	A_L	$a_M^a a_M^a$	$a_N^1 a_N^1$	S	R	S	S	R	S	R	R
154	$a_L a_L$	$a_M^a a_M^a$	A_N^1	S	S	S	R	S	R	R	R

شكل (١١٧) : استجابة العائل للتوافيق المختلفة لثلاثة أوضاع من تكامل جينات العائل والطفيل فى ميكانيكية الجين للجين للفطر *Melampsora lini* على الكتان . S = قابل للاصابة ، R مقاوم .

الإختراق penetration : تدخل الفطـريات المتطفلـة للنبـات خـلال (١) الجروح ، (٢) الفتحـات الطيبعية ، (٣) الأختراق المباشر . ويستطيع الفطر سلوك طريقة واحدة للدخول أو أى توافق منها . وتنشأ الجروح من أى ضرر للنبات ، غالبا أثناء الزراعة ، بواسطة الحشرات أو الحيوانات ، أو بالنمو عندما تخترق الجذور الثانوية القشرة . وتؤدى الفتحات الطبيعية مثل العديسات والثغور إلى طريقة دخول بعض الفطريات (شكل ١١٨) . والطريقة الرئيسية الثالثة للدخول هى عن طريق الأختراق المباشر لبشرة النبات . وهذه الفطريات التى تخترق من البشرة إختراقا مباشراا تكون عضو التصاق appressorium مسطح متضخم والذى يمسك بإحكام فى جدار الخلية . ويتم الاختراق بواسطة نمو خارجى إسطوانى منه ، هو وتد العدوى ، الذى يسلك طريقه إلى الداخل عن طريق الضغط ، وأحيانا بمساعدة جزئية لإنزيم يهضم الكيوتيكل وجدار الخلية .

وعموما تكون النباتات الصغيرة أكثر قابلية للغزو خلال الفتحات الطبيعية والأختراق المباشر مقارنة بالنباتات الأكبر ، والتى يكون قد نمى بها كيوتين ، فلين ، أو لجنين ، وكلها تعيق الطفيل أو تقوى جدار خلية البشرة . والنبات يكون مقاوما لطفيل ما إذا لم يتمكن الفطر من اختراق النبات بسبب عوائق تركيبية فى النبات ، فمثلا الفطر *cercospora beticola* يدخل أوراق بنجر السكر خلال الثغور المفتوحة فقط . والأوراق الصغيرة التى تكون فيها حركة الثغور غير نشطة غتهرب من الأصابة ؛ وكذلك تفعل الأوراق المسنة والتى لا يتم غزوها لأن حركة الثغر بطيئة . أما الأوراق الناضجة ذات الثغور النشطة وظيفيا فهى التى تصاب بشدة (pool and makay, 1916) .



شكل (١١٨) : ميسليوم الفطر *Thielaviopsis basicola* يدخل ورقة عن طريق ثغر .

التثبيت داخل العائل Establishment within the host : قد يستطيع الطفيل أولا يستطيع المعيشة داخل العائل حتى بعد نجاح أختراقه له . وأول متطلب هو أن الفطر يستطيع أستهلاك الإمداد الغذائى المتوفر حاليا ، والذى يتطلب وجود إنزيمات معينة . وقد يشمل ذلك أنواعا عديدة من إنزيمات التحليل المائى التى تستطيع تحليل البكتين ، السليلوز ، الدهون ، البروتينات إلى

مكوناتها الأولية (فأحد فطريات عفن الجذور الذى يدخل أوراق نبات قابل للأصابة بالصدفة لا يستطيع البقاء لأنه لا يستطيع أستهلاك المواد الغذائية المتاحة حاليا فى الأوراق) . والمتطلب الثانى هو أن يكون الفطر قادرا على البقاء والاختراق طبيعيا خلال أنسجة النبات من أجل المحافظة على مصدر غذائى (فعلى سبيل المثال ، يجب ألا يكون العائل مقاوما) . وقد لا يستطيع الفطر إنجاز ذلك إذ (١) يقدم بروتوبلازم العائل وسطا غير ملائم ، (٢) تحدث أستجابة حساسية فائقة بواسطة العائل ، أو (٣) تتكون عوائق ميكانيكية لنمو الفطر بواسطة العائل .

وطبيعة العوامل البروتوبلازمية التى تجعل الخلية غير ملائمة لنمو الفطر قليلة الفهم ، ولكنها تشكل خط الدفاع الأول للنبات . وتتضمن الميكانيكيات الممكنة وجود مادة مثبطة للكائن الممرض ومثال ذلك يمكن ملاحظته فى الأبصال الملونة التى تقاوم الفطر *Colletotrichum circinans* (مسبب مرض لطخة البصل) وذلك بسبب وجود حمض بروتوكاتيكويك ، الذى يسبب تحطم جراثيم أو هيفات الطفيل الصغيرة . وهذا المركب غير موجود فى الأصناف الغير ملونة القابلة للأصابة (Walker *et al.,* 1929) . وفى حالات أخرى ، يظهر ناتج أيض مثبط ويتكون بعد حدوث الأصابة ، أو تكون درجة الحموضة أو التركيز الأسموزى للبرتوبلازم غير ملائمين ، أو يكون البرتوبلازم غير قادر على الأمداد بالمواد الغذائية الضرورية للفطر : ويوجد مثال للحالة الأخيرة فى الفطر *Venturia inaequales* ، ذو الأحتياجات الغذائية الخاصة التى يجب أن يجدها فى العائل . وقد يفتقر العائل المقاوم إلى البيوتن مثلا ؛ وبذلك تستطيع سلالة فطرية غير ذات قدرة مرضية وذات حاجة للبيوتين أن تصبح ممرضة إذا ما أتيح مصدر خارجى للبيوتين (Keitt *et al.*, 1959) .

والنباتات فائقة الحساسية hypersensitive plants هى تلك النباتات الحساسة جدا للأصابة بطفيل حيث تموت الخلايا التى تم غزوها بسرعة ، وبذلك تعزل الطفيل فى قليل من الخلايا الميتة فلا يستطيع المعيشة طويلا . ورغم أن قليلا من خلايا العائل تموت ، إلا أن النباتات يظل سليما . والعائل فائق الحساسية قد ينتج كميات كبيرة من ناتجات الأيض المثبطة للفطر كاستجابة للإصابة الفطرية ، وبذلك يقتل الفطر الغازى . ويصاحب ذلك تلون بنى سريع وتحطم لخلايا العائل المشتركة فى هذا التفاعل . ويحدث تفاعل فرط الحساسية لطفيل غير متوافق مع تركيب العائل الذى تحكمه ميكانيكية الجين للجين ويمكن أن يحدث عندما يخترق أول ممص خلية العائل أو بعد تكون عدة ممصات (bushnell, 1972) .

والعوائق الميكانيكية ببساطة هى مكونات خلوية تجعل من المستحيل على الفطر أن يتقدم أكثر داخل نسيج العائل . وكثير من النباتات المريضة يلاحظ بها تغلظات نصف كروية محددة تظهر غالبا كجزء من الجدر ولكنها تختلف فى تركيبها وقد تكون إفرازات كالوسية . مثل هذه التغلظات تتكون بواسطة خلية العائل عند موضع إختراق الفطر وتحصر الفطر عمليا داخل جراب . ورغم أنه من الصعب إثباته ، فقد أقترح أن هذه الأغمدة تقوم بوظيفة حجز ميكانيكى (Aist, 1979) . وتشمل العوائق الميكانيكية الأخرى (١) تكوين فلين أو أفراز صمغ عند الجرح كأستجابة للأصابة ؛ (٢) التغليظ الطبيعى لجدر الخلايا بحيث يصعب إختراقها (بسبب التغليظات الثانوية غالبا) ؛ (٣) التواجد الطبيعى للصفيحة الوسطى التى تكون غالبا مقاومة بصورة غير عادية للهضم الأنزيمى .

الإصابة Infection : بفرض أن الطفيل قادر على أن يثبت نفسه داخل العائل ، فيجب أن نهتم بالوسائل التى ينمو بها الطفيل داخل الأنسجة والطرق التى يسبب بها الضرر للنبات .

وأحد مجموعات الطفيليات (تلك التى تسبب أعفانا طرية ، وتشتت الماء فى الأنسجة) تقتل الأنسجة قبل انتشارها وذلك بإفراز إنزيمات بكتينية التى تهدم الصفيحة الوسطى وبكتينات جدر الخلايا ، مسببة تفكك الخلايا وبالتالى موت النسيج . ويكون الموت مصحوبا بتغيرات سريعة فى النفاذية تنتج عن تحطيم الأشرطة السيتوبلازمية . ورغم أن الميكانيكية الدقيقة لتحطم الغشاء البلازمى غير معروفة ، فإنها قد تكون متعلقة بالإنتفاخ الذى يرجع للضغط الأسموزى الذى يظهر فى غياب الجدر المحددة ويسمح بتفكك الروابط الأليكتروليتية (Mount , 1978) . ومن المحتل أن السموم الغير إنزيمية تشترك أيضا فى قتل الخلايا . ويعيش الفطر بعد ذلك مترمما على الخلايا الميتة . ويحدث عفن جذور البطاطا الحلوة المتسبب بالفطر *Rhizopus stolonifer* بهذه الميكانيكية .

وتتكون المجموعة لمجموعة الرئيسية الثانية من الطفيليات من تلك التى تتغذى مباشرة على خلايا النبات الحية ، إما مع أو بدون قتلها فى النهاية . وهى إما تخترق أو تعيش فى حالة إتصال دائم معها . ويجب أن تكون هذه الفطريات : (١) تنمو بين الخلايا مع وجود ممصات ، (٢) تنمو بين الخلايا ولا توجد أى طريقة لإختراق الخلايا ، (٣) تنمو داخل الخلايا ، (٤) أى تداخلات منها . وقد يكون الضرر المرضى للعائل هو تحطيم النسيج أو أى خلل فى النمو الطبيعى ، التكاثر ، أو العمليات الفسيولوجية (مثل انتقال الماء ، أو التنفس) .

تحلل الأنسجة *Tissue disintegration* : إن تحطيم الخلية والنسيج يمكن أن يتم بهدم الصفيحة الوسطى بواسطة الإنزيمات البكتينية أو هدم جدر الخلايا بواسطة الإنزيمات السلسيلوزية أو كلاهما . وهذه تعادل الطراز المذكور سابقا الخاص بتحطيم الأنسجة أمام الفطر ، كما يوجد فى الأعفان الطرية . ويختلف

أمتداد وتكسر أو ليونة الجدار ، كما أن التأثير – بعكس الموجود فى الأعفان الطرية – يمكن أن ينتج ببساطة فى صورة ضعف النسيج إضافة إلى تفككه .

وفى طراز آخر من تحطم الخلايا يهاجم البروتوبلاست مباشرة . ورغم أن المعروف قليل نسبيا عن طريق مهاجمة البروتوبلاست فى مرض معين ، فإنه من المحتمل أن يكون الضرر الأولى : (١) تحطم أو تغير الغشاء الشبه منفذ ، مع فقد تال فى الماء ونواتج الأيض من الخلية وحركة غير محدودة للجزيئات داخل الخلية ؛ أو (٢) فعل مباشر لإنزيم تحليل البروتين أو سم غير إنزيمى على البروتوبلاست ، مما يؤدى إلى خلل أو تثبيط عمليات الأيض الطبيعية . وتنتج السموم بواسطة العديد من الفطريات المرضة ، وتأثيراتها الهادمة يمكن أن تظهر تجريبيا بإستخدام السموم فى غياب الفطريات التى تنتجها . وسموم كثيرة تعرف بتأثيرها على الغشاء البلازمى ؛ مثل ڤيكتورين victorin المنتج بواسطة الفطر *Helminthosporium victoriae* والذى يحدث تفككا فى خلايا العائل وفقد كميات كبيرة من الإليكتروليتات والمواد الأخرى ، فى حين يتم تثبيط الأمتصاص وتجمع الأملاح المعدنية والمواد الأخرى . وفى النهاية تتكون فى خلايا الشوفان المصابة بالفطر *H. victoriae* حالة تحليل بلازمى كاذب وتموت . ورغم أن سموما عديدة من فطريات أخرى لها نفس التأثير ، فإن تأثيرات مختلفة مثل زيادة إمتصاص النترات ممكن أن تحدث بواسطة سموم أخرى (Wheeler, 1968) . ويستفيد الفطر من هذه الأنشطة المرضية لأنه يكون قادرا على أستخدام محتويات الخلايا المحطمة لنموه .

ويؤدى تكسر الأنسجة إلى ضعف العمليات الفسيولوجية الطبيعية فى الجزء النباتى . فمثلا لا تستطيع الورقة أن تنتج الغذاء فترة طويلة ، أو لا تستطيع الجذور أمتصاص الماء زمنا طويلا . كما ينتج عنها أيضا موت الجزء النباتى ،

مثل مساحات من الأوراق أو السوق ، وهو ما يسمى نيكروزيس necrosis وتشمل الأعراض النيكروتية (موت النسيج) الأعفان الجافة ، تجعد أو إنكماش النسيج مع عدم إفراز سائل (يوجد فى العفن الجاف فى البطاطس المتسبب عن الفطر *Fusarium coeruleum*) ؛ التقرح ، وهو عبارة عن جرح أو بقعة محددة فى مستوى أسفل الساق وتحاط بنسيج سليم (توجد فى لفحة القسطل المتسببة عن الفطر *Endothia parasitica*) ؛ التسقيط damping-off ، حيث يحدث تحطيم مائى لأنسجة القشرة فى البادرات الصغيرة عند نقطة خروجها من التربة (وتوجد فى معظم أنواع النباتات البذرية وتتسبب بواسطة فطريات مختلفة ، تشمل عدة أنواع من جنس *Pythium*) ؛ أعفان الجذور ، وهى تعفن أنسجة القشرة واللحاء فى الجذر وقاعدة الساق (تتسبب بواسطة أنواع عديدة من *Rhizoctonia* , *Fusarium* «شكل ١١٩») ؛ تبقعات الأوراق ، وهى بقع محددة على الورقة (توجد فى جرب التفاح المتسبب عن الفطر فى *Venturia inaequalis*) (شكل ١٢٠) ؛ اللفحة ، وهى تلون عام وسريع باللون البنى للنسيج وينتج عنها الموت (توجد فى لفحة الفراولة المتسببة عن الفطر *Leptosphaeria coniothyrium*) (شكل ١٢١) .

التداخل مع النمو العادى Interference with normal growth : قد لا يسبب الطفيل هدما خارجيا الخلايا الخلايا وأنسجة العائل ولكنه بدلا من ذلك يسبب تغيرات كمية أو نوعية فى نظام النمو الطبيعى . والنمو فى النباتات تتحكم فيه أو كسينات ومواد مثبطة أو نظم فى التخليق واستجابة الخلايا للأوكسينات التى تزيد النمو . وبعض نواتج الأيض المتكونة بواسطة الفطريات المرضة تكون مماثلة فى فعلها للمواد المنظمة التى تحدث طبيعيا فى النباتات . وتستطيع نواتج أيض أخرى من إظهار استجابات مورفولوجية غير عادية فى



شكل (١١٩) : تأثيرات الفطر *Fusarium eumartii* على أوراق ، سوق ، ودرنات البطاطس . تشمل أعراض الاصابة اصفرار داخل الأوعية وتجعد الوريقات ، تلون الحزم الوعائية فى السوق والدرنات ، وتبقع بنى وموت فى نخاع الساق .

النبات ، تخالف تلك المعطاه بالأوكسينات والآلية المنظمة طبيعيا . والميكانيكية الثالثة المحتملة هى أن الفطر الممرض قد لا يطلق ناتج أيضى ذو تأثير مورفولوجى ولكنه يتداخل مع الجهاز التنظيمى للعائل والذى يحدد أو يتحكم طبيعيا فى النمو .



شكل (١٢٠) : تبقعات على الأوراق والثمار المتسببة عن فطر جرب التفاح ، *inaequalis*

وأحـد الأعـراض الناشـئـة عن التـداخل مع النمـو العـادى هـو التـضـخم hypertrophy ، أى النمو الزائد لجزء نباتى . وتتضمن الأمثلة تجعد الأوراق الذى يعزى لزيادة تكوين نسيج وزيادة تكون الأنثوسيانين فى الخوخ المصاب بمرض تجـعـد أوراق الخـوخ ، الفطر *Tophrina deformans* ؛ تكوين جذورا عـرضـيـة فى نباتات الطماطم المصابة بمرض فيوزاريومى ؛ والكرات (وهى كتل متضخمة من نسـيج تشـبـه الأورام) مـثل تلك التى تتكون فى الكرنب بواسطة كـائن الجـذر الصـولجانى ، الفطر *Plasmodiophora brassicae* ، أو بواسطة كـائن تفـحم الذرة ، الفطر *Ustilago meydis* (شكل ١٢٢) . وعـمـومـا ، لا يكون النمـو غيـر



شكل (١٢١) : لفحة الفراولة المتسببة عن الفطر *Leptosphaeria coniothyrium* . لاحظ انتشار الموت على أجزاء النبات .

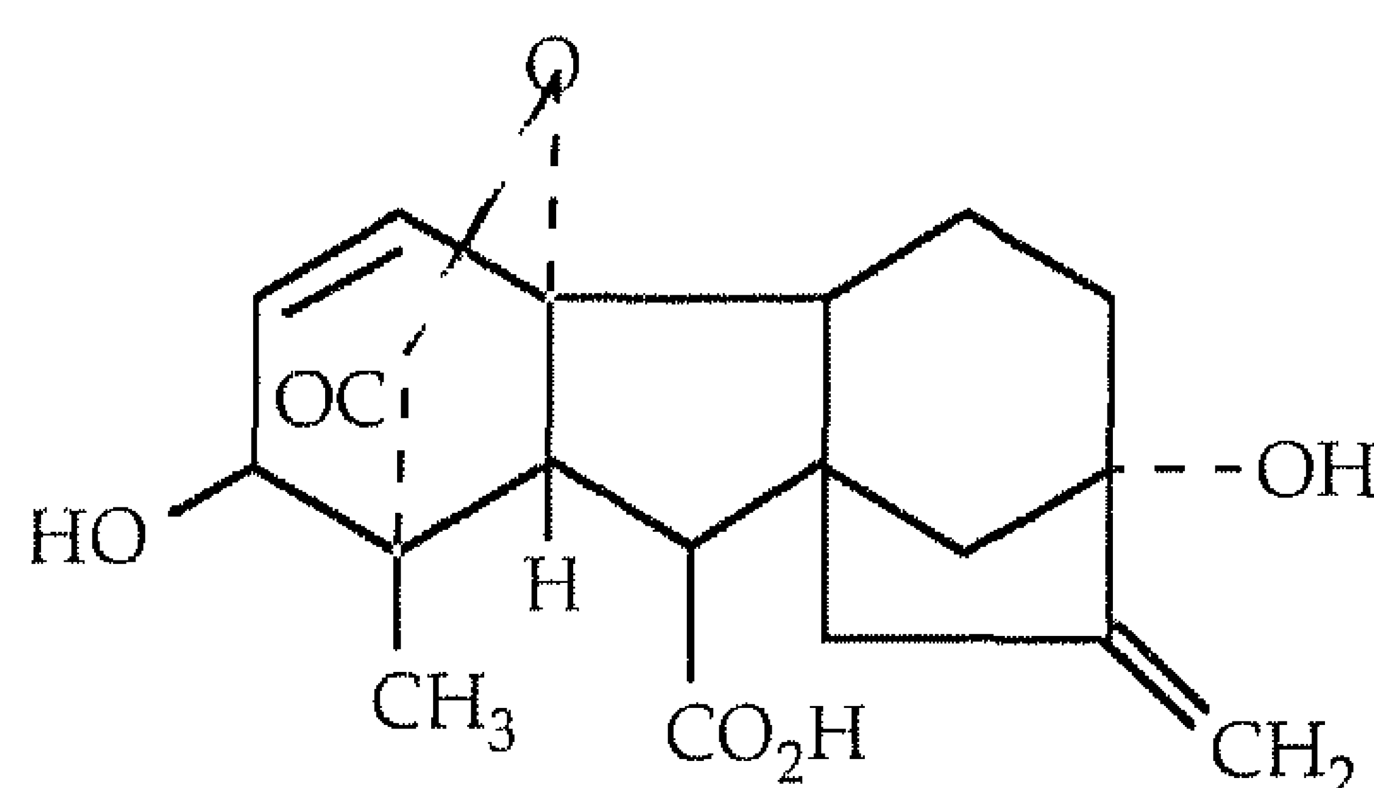
الطبيعى ضارا للنبات فى حد ذاته ، ولكنه يسبب خللا وظيفيا لعمليات فسيولوجية أخرى ، مثل حركة الماء أو التكاثر ، وخاصة أنه يعكس الوضع ويستخدم الغذاء المتاح والمطلوب لتدعيم نمو النبات العادى للفطر المتطفل .



شكل (١٢٢) :كرات على كوز ذرة ناتجة من التفحم العادى للحبوب فى مرض تفحم الذرة المتسبب عن الفطر *Ustilago maydis* . يمكن مشاهدة الجراثيم التيليتية السوداء من خلال نسيج العائل الممزق .

وواحد من أكثر الأمثلة المدروسة عن التداخل مع النمو بواسطة الطفيل هو مرض (باكانى bakanae) أو "البادرة الحمقاء foolish seedling" فى الأرز

المتـــســـبب بواسطة الفطر الأسكى *(Fusarium Gibberella fujikuroi moniliforme* . ففى الأرز ، تصفر الأوراق وتنحنى للداخل وغالبا ما يتوقف نمو البادرات المتأثرة . يحدث نقص فى المحصول عادة . وفى بعض الحالات ، تنمو النباتات المتأثرة بسرعة أكبر من النباتات السليمة وتكون مميزة بسبب حجمها الكبير ، مظهرها الواضح ، وإزهارها المبكر . والمركبات الحيوية المنشطة المنتجة بواسطة الطفيل وجد أنها أحماض جبريليك (شكل ١٢٣) . وعند إدخالها فى نباتات اختبار ، كانت هذه الأحماض الجبريلينية مماثلة فى نشاطها الحيوى للمركبات المنظمة للنمو التى تحدث طبيعيا فى النباتات الراقية (Braun, 1959) .



شكل (١٢٣) : حمض الجبريليك .

التداخل مع العمليات الفسيولوجية - Interference with physiological processes : تتداخل عديد من الفطريات المتطفلة مع العمليات الطبيعية للنبات مثل التغذية ، الامتصاص وحركة الماء والعناصر خلال النبات ، والتنفس . وقد تتحطم الأنسجة أولا تتحطم فى هذه الحالات . وقد يغير الخلل فى عملية فسيولوجية نظام العمل فى عملية فسيولوجية أخرى ، لدرجة أن مثل حالات الخلل هذه تؤثر تأثيرا كبيرا على النبات .

ويمكن للطفيل أن يتداخل مع العمليات الغذائية للنبات عن طريق (١) طمس التخليق الضوئى ، (٢) منع انتقال نواتج التمثيل الضوئى إلى الأجزاء الغير خضراء من النبات (ربما بواسطة الإضرار باللحاء) ، أو (٣) إعادة توزيع المواد الغذائية أو بواسطة تمثيلها ، وبذلك يمنع أستهلاكها الطبيعى بواسطة النبات . وبالرجوع إلى النقطة الأخيرة ، فإن هذه المواد الغذائية التى تستغل بواسطة الطفيل غالبا هى الكربوهيدرات ويحتمل مركبات وسطية فى التخليق الضوئى أو الجليكوليسى . وهذه تشمل الجليسرالدهيد ، حمض فوسفو جليسيريك ، الأسيتون ثنائى الهيدروكسى ، حمض أكسالوأسيتيك ، أو ريبولوز ثنائى الفوسفات . وتشمل أعراض الأصابة الناتجة عن التداخل مع المواد الغذائية نقص النمو أو تقزم أجزاء النبات التى ينتج عنها نقص كبير فى المحصول وكذلك التبكير فى النضج أو الشيخوخة . ويؤدى غيرها إلى تحطيم النبات ؛ مثل كل من أمراض الصدأ والبياض الدقيقى التى تضعف التمثيل الضوئى والتوزيع الطبيعى لنواتجه . وفى هذه الأمراض ، توجد مساحات "ينخفض" فيها الغذاء حيث يتجمع بتركيزات عالية عادة على نفقة النسيج المجاور ، والذى يوجد قرب ممصات الطفيل . والخلايا المجاورة للمصات قد تتضخم أحيانا وتطول مدة حياتها المؤقتة . وفى النهاية ، يوجد اختزال فى اليخضور فى كل أجزاء الورقة وتصبح جميع أجزائها مصفرة (Bushnell, 1972; huber, 1978; kosuge, 1978) .

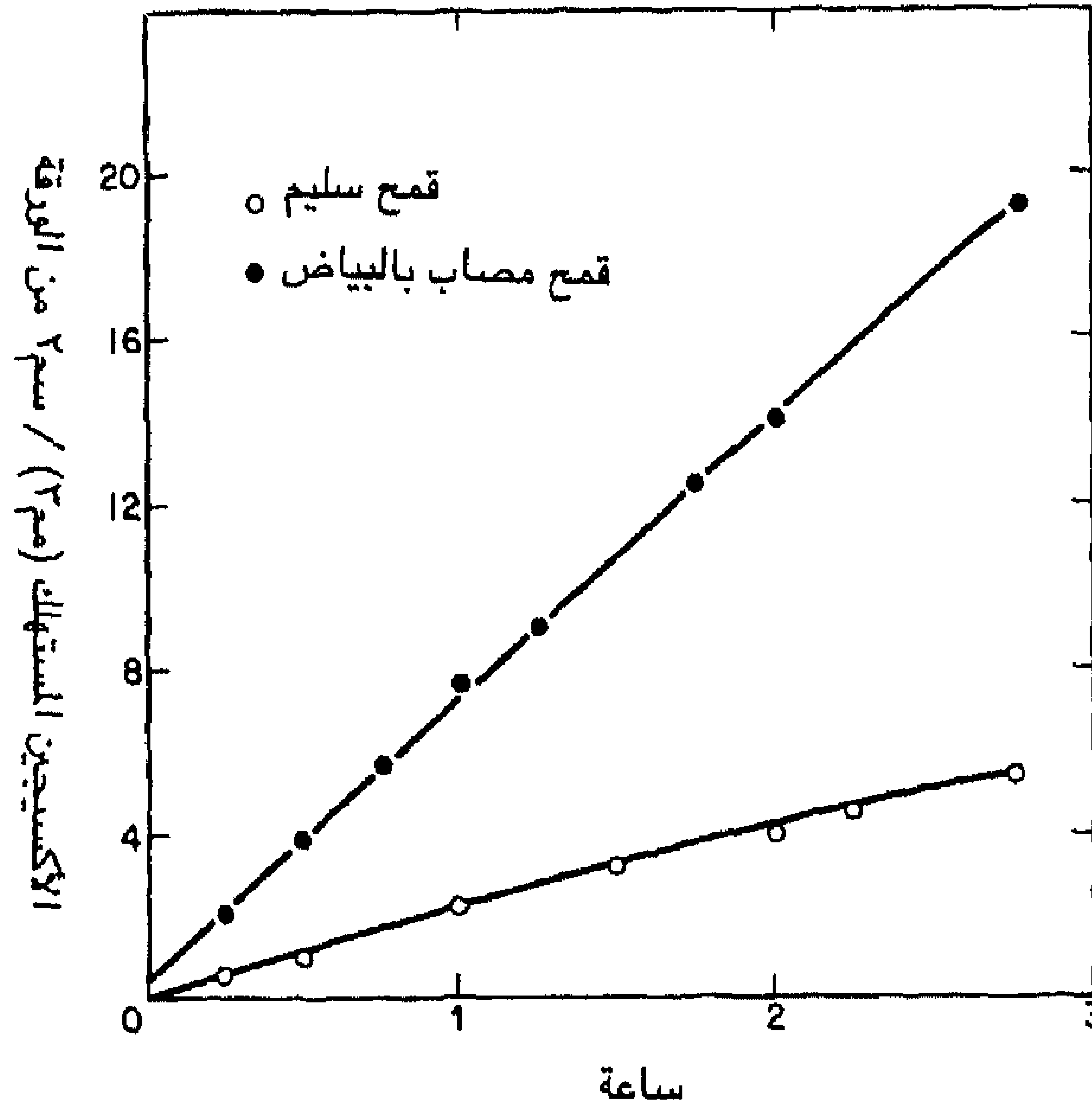
ويضعف امتصاص الماء والعناصر بعدد من الظروف ، التى تشمل مرض الجذر أو تحطمه ، هدم عام للنسيج الذى يجب أن يمر الماء خلاله ، وتكوين الصمغ فى منطقة الخشب . وبعض السموم المنتجة بواسطة الفطريات المتطفلة

تؤدى إلى استمرار فتح الثغور ، مما ينتج عنه فقد كميات كبيرة من الماء عن طريق النتح المستمر . وطفيليات مثل الفطر *Venturia inaequales* والعديد من فطريات الأصداء تنمو فى مواضع تحت الكيوتيكل ، وينتج عنه القطع الموضعى فى الكيوتيكل غير المنفذ فقد الماء بواسطة النتح عند منطقة القطع . وقد عبر أولا عن فقد الماء عموما كنقص أنتفاخ الخلايا فهو التأثير المباشر ، ولكن يتبع ذلك ذبول أو سقوط الأوراق وقمم الساق ، واختزال النمو فى النهاية . وتتسبب أمراض نباتية عديدة بطريقة غير مباشرة إلى الخلل فى انسياب الماء ، ولكن أمراض الذبول ، مثل الذبول الفيوزاريومى فى الطماطم المتسبب بواسطة الفطر *Fusorium lycopersici* والمرض الهولندى فى شجرة الدردار (المتسبب بالفطر *Ceratocytis ulmi*) ، هما أساسا مرضين من أمراض الجهاز الوعائى . وتسبب فطريات مرض الذبول مناطق ميتة محددة فى الخشب . وتقوم الإنزيمات البكتينية المنتجة بواسطة الطفيل بفعلها على الصفائح الوسطى التى تكون مكشوفة فى النخاع ، محررة حمض البكتيك وناتجات تحليل مائى أخرى ، التى تتحول بفعلها بعد ذلك إلى كالسيوم غروى وبعد تحليل مائى آخر إلى صمغ . وقد تنتج الفطريات أيضا عديدات تسكر مخاطية تكون كتلة صمغية . ورغم أن المستقبل الدقيق لعديدات التسكر المخاطية هذه غير معروف ، فقد أقترح أنها تشتق من الهيفات وتسد الأوعية أو تكون معلقا أو محلولا فى الماء الموجود فى الخشب ، مما يزيد من لزوجته ومقاومته للأنسياب . كما يختزل انسياب الماء أيضا لفترة ما بواسطة الهيفات إذا وجد منها كم كبير فى خلية مصابة بشدة ، ولكن الهيفات نفسها لم تؤخذ فى الاعتبار على أنها عامل يؤدى إلى نقص انسياب الماء . وقد تتكون التليوزات tyloses كنتيجة للإصابة ، وهى عبارة عن زوائد بروتوبلازمية بشكل البالون تمتد خلال النقر من الخلايا البرانشيمية

المجاورة إلى داخل الأوعية . وقد تصبح التيلوزات كبيرة وعديدة ومتزاحمة لدرجة أنها تكون كتلة بشكل النسيج تسد الأوعية تماما (Talboys, 1978) . وبالإضافة إلى السدادات الحقيقية فى مجرى الماء ، فإن انسياب المعادن داخل النبات يتعثر بشدة . فقد وجد أن حركة الفوسفور المشع يمكن أن تختزل إلى ٩٦ ٪ - ٩٨ ٪ فى خشب نباتات الطماطم المصابة بفطر الذبول الفيوزاريومى (Huber, 1978) . كما تنطلق أيضا ناتجات أيض سامة مثل الإيثيلين والفينول . وتختلط الفينولات مع الصمغ ، وعبر التأكسد تصبح الفينولات حمراء - بنية ، مسببة التلون المميز للأنسجة المريضة . ويحمل الإيثيلين لأعلى إلى الأوراق ، حيث يسبب تساقطها . وبتقدم المرض ، تصفر الأوراق ، تموت ، ثم تسقط بعد ذلك . والشدة الفعلية لمرض الذبول قد تتباين كثيرا . فإذا كانت خلايا قليلة فقط أو قطاع صغير من النسيج الوعائى هو المصاب ، فإن التأثير يكون فى حده الأدنى ويشمل فقط حركة الماء فى هذه الخلايا . وبالمقارنة ، ينتج عن الإصابة المكثفة سد كمى للأوعية يؤدى إلى موت النبات (Talboys , 1978) .

ويزداد معدل التنفس فى الأنسجة المريضة عادة ، ويحتمل تفريغ النبات من مخزون الطاقة المتاحة (شكل ١٢٤) . ويصاحب زيادة التنفس عادة إرتفاع فى درجة الحرارة . وتعزى زيادة التنفس إلى فقد التحكم فى المسار الأيضى (ربما لعدم ربط الفسفرة والأكسدة) (Kosuge, 1978) . وكثير من التفاعلات المستهلكة لجزىء ATP ، أدينوزين ثلاثى الفوسفات ، (وهى أساسا تفاعلات تخليقية دفاعية) فى أنسجة العائل تزداد كاستجابة للأصابة . وتشمل مثل هذه التفاعلات تكوين الفلين ، زيادة التيارات السيتوبلازمية ، نمو فائق فى الخلية ، زيادة تخليق المركبات ، وتجمع وتحرك المركبات إلى مكان الأصابة (Allen,

1959; Uritani and Akazawa, 1959) . وقــد أقــتــرح أن زيادة التنفس هو مـتطلب يسـبق بدء واسـتـمرارية تفـاعلات المقـاومة فـى النبـاتات (Uritani and Akazawa, 1959) .



شكل (١٢٤) : زيادة التنفس فى أنســجـة القـمح المصـابة بفطر البـيـاض الدقـيـقى ، *Erysiphe graminis* ، عنه فى الأنسجة العادية . أخذ امتصاص الأكسيجين كدليل لمعدل التنفس .

البيئـة Environment

تفـتـقر النباتات إلى الجهاز التنظيمى المعقد الموجود فى الحيوانات الراقية ، ونمو النبات يرتبط كثيرا بالظروف البيئة السائدة عن النمو فى الحيوان . وظهور المرض النباتـى ، بعكس المرض فى الحيوان ، هو لذلك يتم التحكم فـيه مباشرة

بالظروف البيئية الخارجية . وحيث أن المرض النباتى هو محصلة التفاعل بين الطفيل والعائل ، فإن أى عامل بيئى تكون له القدرة على التأثير على الطفيل أو العائل ، وفى الطريقة التى يتفاعلان بها . وكل من الطفيل والعائل له تفاعلات فردية لكل عامل بيئى ؛ فمثلا الفطر المتطفل له درجات حرارة دنيا ، قصوى ، ومثلى للنمو (أنظر الفصل الأول) وهذا المدى قد يختلف عن ذلك الملائم للنبات العائل . وللفطر درجة حرارة نمودجية لإحداث الإصابة ، بينما النبات له نطاق من درجات الحرارة يكون عندها أفضل مقدرة فى منع الأصابة . ولهذا السبب ينمو المرض النباتى لحده الأقصى فى هذا النطاق من الضيق الذى تكون فيه الظروف البيئية مناسبة للفطر ولا تكون مناسبة للنبات العائل .

وتشمل الظروف البيئية التى تفرز التأثير الموجود على أمراض النبات درجة حموضة التربة المواد الغذائية المتاحة فى التربة ، رطوبة التربة تهوية التربة ، هطول الأمطار ، الرطوبة الجوية ، نطاق درجات الحرارة وتذبذبها ، وشدة الضوء . وكل ارتباط بين فطر متطفل وعائل يتفاعل بصورة غير متساوية للظروف البيئية ، وهذه الظروف البيئية الملائمة لمرض ما قد تكون مثبطة لمرض آخر . والأهمية النسبية لمختلف العوامل البيئية تتباين من مرض لآخر ، ولكن تباينات درجة الحرارة والرطوبة هى تلك التى تكون غالبا حرجة .

المكافحة Control

عند مكافحة مرض نباتى ، يكون قليل القيمة نسبيا محاولة إنقاذ نبات فردى (إلا إذا كان نبات زينة قيم مثل شجرة دردار) . وبدلا من ذلك ، يوجه الأنتباه للحد من الأنتشار أو التوسع الإضافى للمرض . ويمكن أن تأخذ مقاومة المرض النباتى أشكالا متعددة .

تتضمن أحد طرز قياس المقاومة منع الفطر المتطفل عن المساحة التى لا يوجد فيها . ويأخذ المنع أشكالا من الحجر ، وعليه فالنباتات التى يمكن أن تحمل الطفيل لا تنتقل داخل المنطقة أو الدولة الخالية من هذه الآفة .

والطريقة الثانية للمقاومة هى إستئصال أنواع العوائل القابلة للإصابة من مساحة ما ، وهذا يؤدى بصورة غير مباشرة إلى التخلص من الطفيل . ويفيد هذا الطراز من المقاومة فى حالة فطريات الأصداء ثنائية العائل والتى تحتاج إلى عائلين لكى تكمل دورة حياتها . يستأصل العائل عديم القيمة الاقتصادية ؛ فمثلا استئصال نبات البرى برى يمكن أن يستخدم لمقاومة صدأ الساق فى القمح .

وغالبا نصل لمقاومة مرض بالمعلاملات الزراعية أو وقاية النبات . وهذه تشمل التحكم فى البيئة ، الطرق الصحية ، الدورة الزراعية ، ومعاملة النباتات النامية بالمبيدات الفطرية . وكما سبقت الأشارة ، قد تؤثر العوامل البيئية على المرض . ويمكن للمزارعين التحكم فى مرض نباتى خاص بتحوير صورا معينة فى البيئة بحيث تكون مناسبة لنمو النبات ولكنها تكون غير مناسبة لنمو المرض . فعلى سبيل المثال يتغير مستوى الرطوبة بالرى ، إما بإستخدام الرشاشات ، التنقيط ، أو بواسطة الغمر ، بينما تتغير درجة الحرارة بواسطة تظليل التربة أو بتغيير موعد زراعة المحصول . وتشمل الطرق الصحية التخلص من أجزاء النبات المصابة وتعقيم الوسط الذى يحتمل أن يحمل الطفيل ويهىء طرق الانتشار من حقل لآخر . والدورة الزراعية هى تكرار زراعة نباتات غير قريبة فى نفس الحقل (مثل فول الصويا ، البطاطس ، القمح ؛ ويمكن تبادلها) . وتمنع الدورة الزراعية البناء المكتمل للفطريات المتطفلة بحرمانها من المحصول القابل للإصابة ومسببة مجاعة لها . والمبيدات الفطرية الكيميائية (مثل النحاس ، الكبريت ، والداى ثيوكرباماات) يمكن أن تضاف خارجيا إلى النبات بالرش أو التعفير . والمبيدات

الفطرية تقتل الفطريات عن طريق تثبيط تخليق الشيتين أو إحداث خللا فى الغشاء البلازمى ، التنفس ، أيض مركبات ستيرول ، الانقسام النووى ، أو تخليق الأحماض النووية DNA RNA , ، وتخليق البروتين . ومبيد فطرى واحد يمكنه إضعاف واحد أو أكثر من هذه الوظائف .

وتتزايد أهمية التنبؤ بالمرض فى مكافحة مرض معين . فيجب حفظ تسجيلات تبادل الظروف الحيوية (مثل تحرر الجراثيم) والظروف المناخية ثم ربطها بالعوامل المعروفة والملائمة لمرض معين ويجب استخدام الحاسب الآلى (الكمبيوتر) لتخزين وربطة النتائج وأيضا لاقتراح نماذج لنمو النبات والمرض . وبعد ذلك تنصح مراكز التنبؤ المحلية والدولية المزارعين بأى إنفجار مرضى غير عادى يكون متوقعا . وبالمقابل ، تتخذ إجراءات المنع فى الحقل مثل الطرق الصحية الاحتياطية ، المعاملة بالمبيد الفطرى أو تغيير تاريخ الزراعة .

وقياسات المكافحة المشار إليها عاليا هى مكلفة فى التطبيق ولا تكون مؤثرة غالبا ، خاصة إذا أجريت فى منتصف الوباء . والطريقة المثلى للمكافحة هى زراعة المحاصيل المنيعة للطفيليات وبالتالى لن تصبح مصابة . وتشمل عملية تنمية أصنافا منيعة برامج تربية نبات مكثفة . ومثل هذه البرامج تصبح معقدة بسبب أن أعدادا كبيرة غالبا من الأصناف الفسيولوجية ، السلالات ، والطرز الحيوية لنوع فطرى تظهر والتى تختلف فى قدراتها المرضية . وهذا ما يجعل من الصعب نسبيا أن ننمى عائلا يكون مقاوما لجميع هذه الصور من الفطر . وإذا نمى صنف مقاوم ، تبقى احتمالات أن خطوطا وراثية جديدة من الفطر ستظهر وأن مجموعات جينية جديدة ستثبت خلال الإنتحاب الطبيعى . وتكوين طرزا فطريةممرضة جديدة يؤدى إلى المبادرة بتقديم خطوطا وراثية جديدة من نباتات المحاصيل للتوصل إلى مقاومة المرض .

الفصل السابع

الفطريات كمتكافلات
Fungi as Symbionts

تكون بعض الفطريات بإنتظام علاقة مشاركة مع كائنات أخرى ، تكون أحيانا للتخلص من البقاء الغير مدعوم . ويطلق على مثل هذه المصاحبة المنتظمة مصطلح التكافل symbiosis ، ويسمى كل شريك بالمتكافل symbionts . ويتضمن التكافل جميع العلاقات التى توجد فيها مصاحبة منتظمة ، وهذه تشمل التطفل parasitism . وكما علمنا من الفصل السابق ، تضر العلاقة التطفلية بأحد الشريكين . وعلى النقيض من ذلك ، يستفيد كلا الشريكين من العلاقة التكافلية ، أو قد يتقاسم الشريكان الغذاء ولكن لا يضار أحدهما وقد لا يستفيد من هذه العلاقة . وفى هذا الفصل ، سنعرض علاقات بعض المتكافلات الفطرية التى تسبب ضررا طفيفا أو لا تسبب ضررا لعوائلها . وفى جميع الحالات ، يستفيد الفطر غذائيا من العلاقة ، ولكن تختلف الفوائد (إذا وجدت فعلا) للفرد غير الفطرى .

الفطريات كمرافقات للنباتات Fungi as Partners of Plants

لقد وجدت الفطريات فى مصاحبات ثنائية مع نباتات تتراوح من الطحالب (حيث تكون حالة النبات الثنائى هى الأشن lichen) إلى أجزاء أو الثالوسات

الأولية للسرخسيات وأخيرا للمصاحبة مع جذور النباتات الوعائية (يصطلح عليها بالميكوريزا mycorrhiza أو الجذر الفطرى) . وليس معروفا عموما إلى أى مدى تكون هذه العلاقات متشابهة فى حياتها . وقد وجه الأنتباه أساسا إلى النباتات الراقية الهامة إقتصاديا . ونناقش الطرازين الأفضل معرفة ، الأشنيات والميكروهيزا .

الأشنيات Lichens

إن المصاحبة بين فطر وطحلب والتى ينتج نتج عنها شكل ظاهرى ثالث مخالف لكل من الشريكين تسمى الأشن ويستثنى من هذه القاعدة المصاحبات التى يدخل فيها فطر وطحلب فى علاقات محددة لا ينتج عنها تركيب ظاهرى جديد ، مثل نمو طحلب فوق فطر عيش غراب أو التطفل المحدود لخلايا طحلبية بواسطة فطريات .

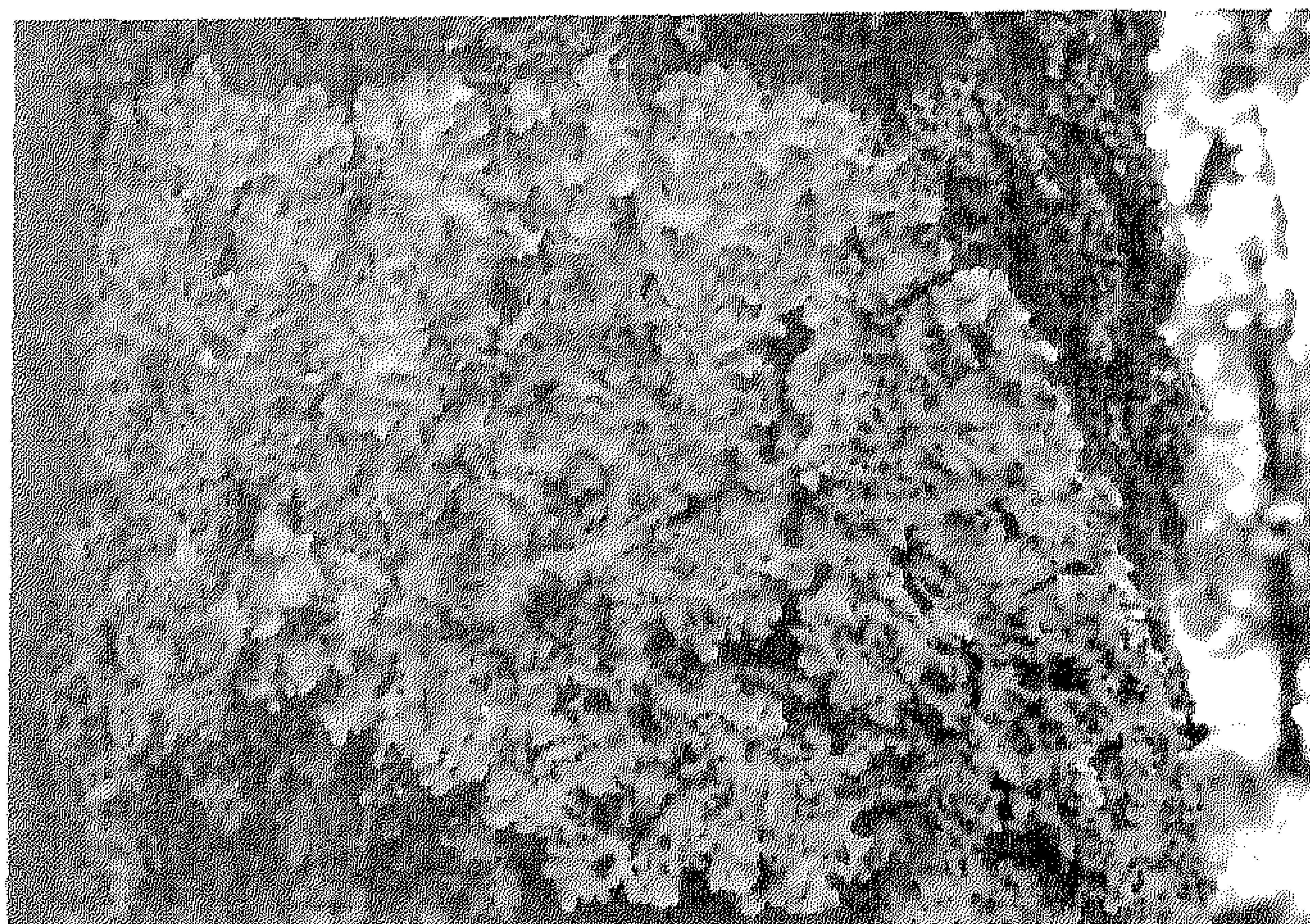
والمصاحبات الأشنية يمكن أن تتميز بعد التكاثر الجنسى ، وأن شكله الظاهرى ثابت جدا لدرجة أنه أعتقد بأنها نباتات مستقلة وراثيا حتي وصف عالم النبات السويدى Simon Schwendener طبيعتها الأزدواجية عام ١٨٦٨ . وحتى وقتنا الحالى ، يوجد أكثر من ١٦٠٠٠ "نوع" أشنى يمكن أن تقسم فى شكل الطائفة الخاصة بها ، طائفة الأشنيات the Lichenes ، بإستخدام الصفات المميزة الخاصة للمصاحبة الأشنية . وحيث أن الأشينات هى مجموعة حيوية وليست مجموعة ذات صلة وراثية ، فإن بعض علماء التقسيم أعطوا أسماءاً علمية صحيحة لكل من الشريكين الفطرى والطحلبى وبعد ذلك يكاملاهما فى وضعهما من التصنيفات الفطرية والطحلبية .

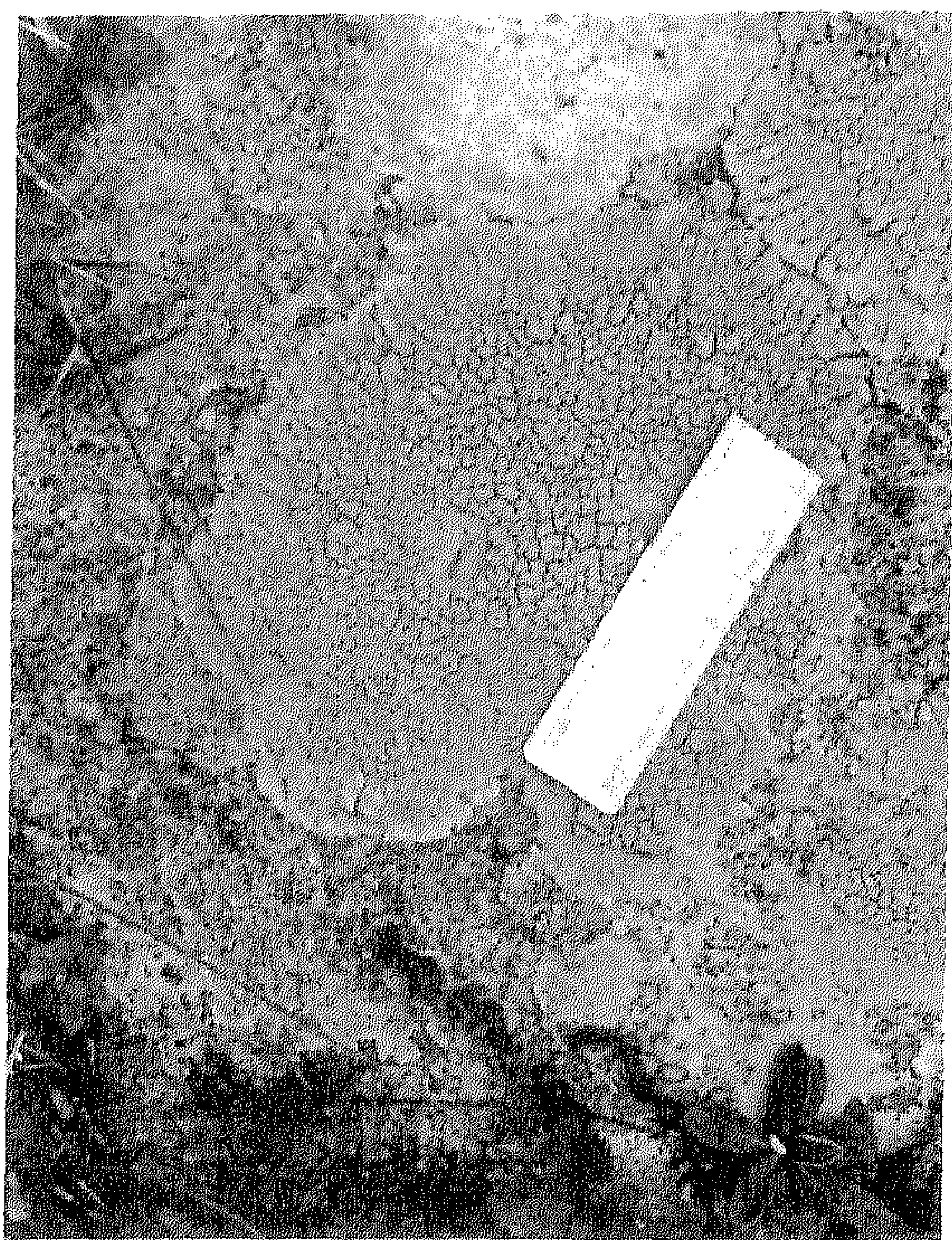
والأشنيات يمكنها البقاء تحت ظروف قاسية لا يمكن أن تتحملها غالبية النباتات . فهى توجد حقيقية فى جميع البيئات من الصحراوية إلى الساحلية الرملية الباردة ، من الصخور العارية إلى التربة الخصبة أو الأوراق الحية ، ومن المناطق الأستوائية إلى تلك القطبية . والأشنيات تمثل الكساء الخضرى غالبا فى بعض المناطق ، مثل الجبال فوق خط الأشجار أو فى المناطق الشمالية مثل جرين لاند ، أيسلاندا ، وألاسكا . وتغيب الأشنيات بصورة واضحة من الكساء الخضرى داخل وحول المدن الكبرى بسبب عدم مقدرتها على مواجهة تلوث الهواء . وهى حساسة بصفة خاصة لثانى أكسيد الكبريت والفلورين ، اللذان يعتبران من مواد التلوث الشهيرة .

والأشنيات تعتبر هامة للأنسان بطرق مختلفة . ففى المناطق القطبية وبصورة أقل فى المناطق تحت القطبية ، تحصد الأشنيات وتقدم كغذا للغزلان القطبية . كما أستخدم أناس مختلفون الأشنيات كغذاء . فمثلا ، أعد سكان أيسلاندا الحساء ، الحلوى ، والخبز من الأشنيات . وقد أعتقد أن «المن manna» المشار إليه فى الأنجيل (والقرآن) هو *lecanora esculenta* ، وهو أشن ينمو على جبال فلسطين ويمكن أن يتفكك ويتحرك إلى الأراضى المنبسطة (السهول) . ولا تزال القبائل الصحراويةتأكل هذا الأشن ، حيث يجفف ويخلط مع الطحين الجاف لعمل الدقيق . ومن الوسائل الهامة لإستخدام الأشنيات هى إعداد صبغات الملابس ذات الألوان الصفراء ، الزرقاء ، الحمراء ، أو البنية . كما إستخدمت الأشنيات أيضا كمصدر للأدوية ، السموم ، مساحيق التجميل ، العطور ، والزيوت الضرورية بواسطة أناس مختلفون (Perez-Llano, 1948) . وصبغة الدليل المستخدمة فى تحضير أوراق ترشيح ليتماس تشتق من أشن .

حيـــاة المتكافــل Biology of the Symbiont

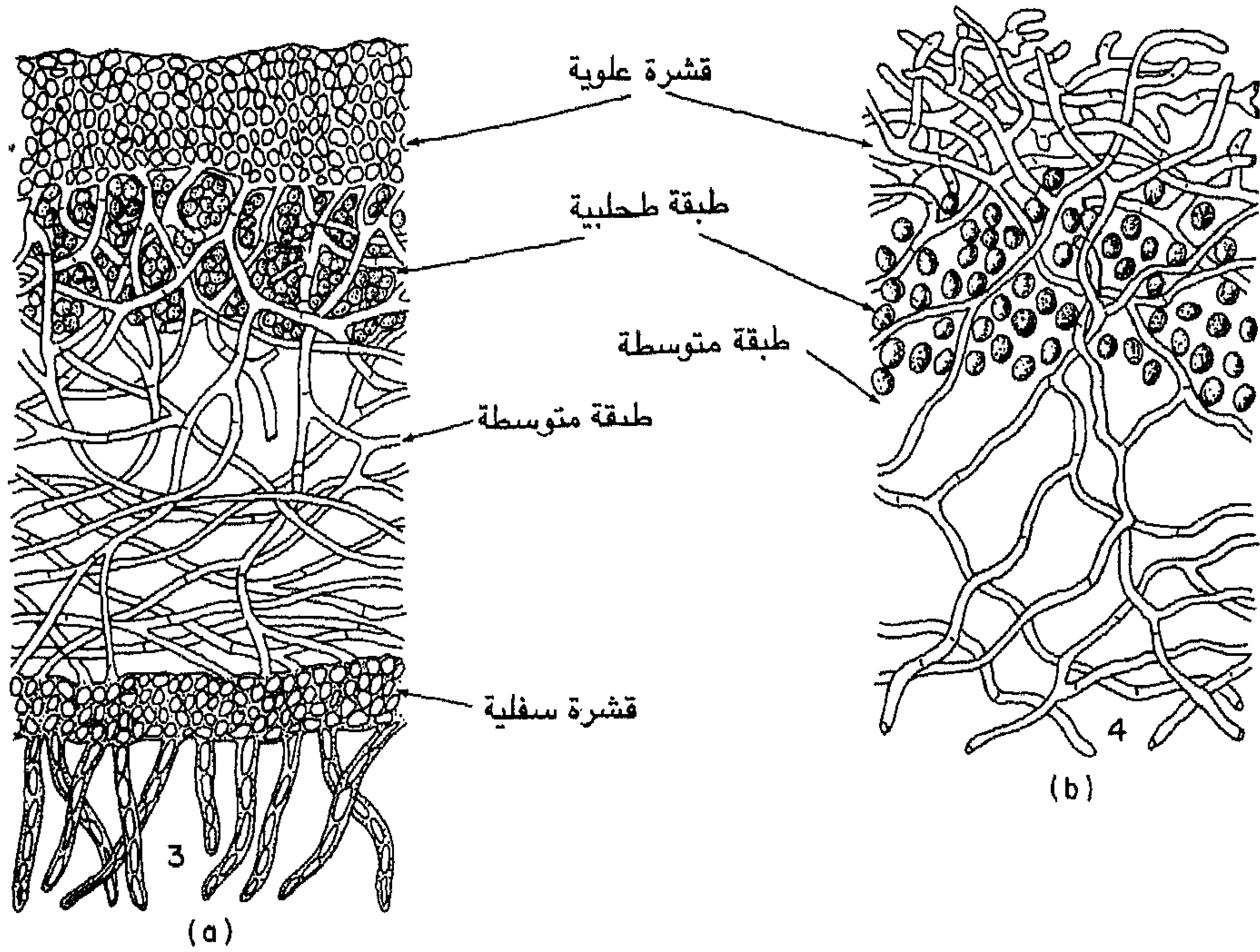
فى العادة يكون الفرد السائد فى التكافل الأشنى هو الفطر ، الذى يتحكم فى الشكل الخارجى الذى سيأخذه الأشن (وهذا يعنى أن الأشنيات المتكونة من نوع فطرى واحد وأنواع طحلبية مختلفة سيكون لها نفس الشكل) . وفى بعض الأشنيات تنعكس الحالة ويحدد الطحلب الشكل النهائى . فقد يكون الثالوس بشكل ورقة النبات ومسطح فوق الطبقة التحتية (ورقى foliose) ، قشرى الشكل ومسطح على الطبقة التحتية (قشرى crustose) ، أو قائم ومتفرع أو متدلى (شجيرى fruticose) (شكلى ١٢٥ ، ١٢٧) . ويتكون الأشن من أنسجة تماثل بصفة عامة تلك التى وصفت فى الفصول ١ ، ٤ ، ٥ الجزء الأول . وأكثر هذه الأنسجة تميزا هو ذلك المحتوى على هيفات متفرعة مفككة الحياكة وتكون تركيبا بشكل الشبكة . والخلايا الطحلبية يمكن أن تتوزع بين الهيفات ، أو فى أغلب الأحيان ، تحدث فى طبقة رقيقة . ومن الناحية التشريحية ، تكون أكثر الأشنيات تعقيدا هى بعض الأشنيات الورقية ، التى تتعضى تماما إلى الطبقات التالية (من القمة إلى القاع) : (١) قشرة علوية بشكل البشرة من نسيج بارنشيمى كاذب ، (٢) طبقة طحلبية رقيقة عادة حيث يتم اختراق خلايا الطحلب بواسطة الممصات الفطرية ، (٣) طبقة متوسطة من هيفات محاكة بتفكك ، (٤) قشرة سفلية . والثالوسات القشرية لا تتقسم إلى مثل هذا العدد الكبير من الطبقات ، فهى لا تحتوى على القشرة السفلية ، وبعض الأفراد البسيطة إستثنائيا تتكون فقط من طبقة فردية متجانسة تحتوى على الهيفات والخلايا الطحلبية (شكل ١٢٦) . وتتكون الأشكال الشجيرية من نسيج وسطى يحاط بقشرة كاذبة . تتوزع الخلايا الطحلبية فى النسيج الوسطى إما مبعثرة أو فى تجمعات (شكل ١٢٧) .





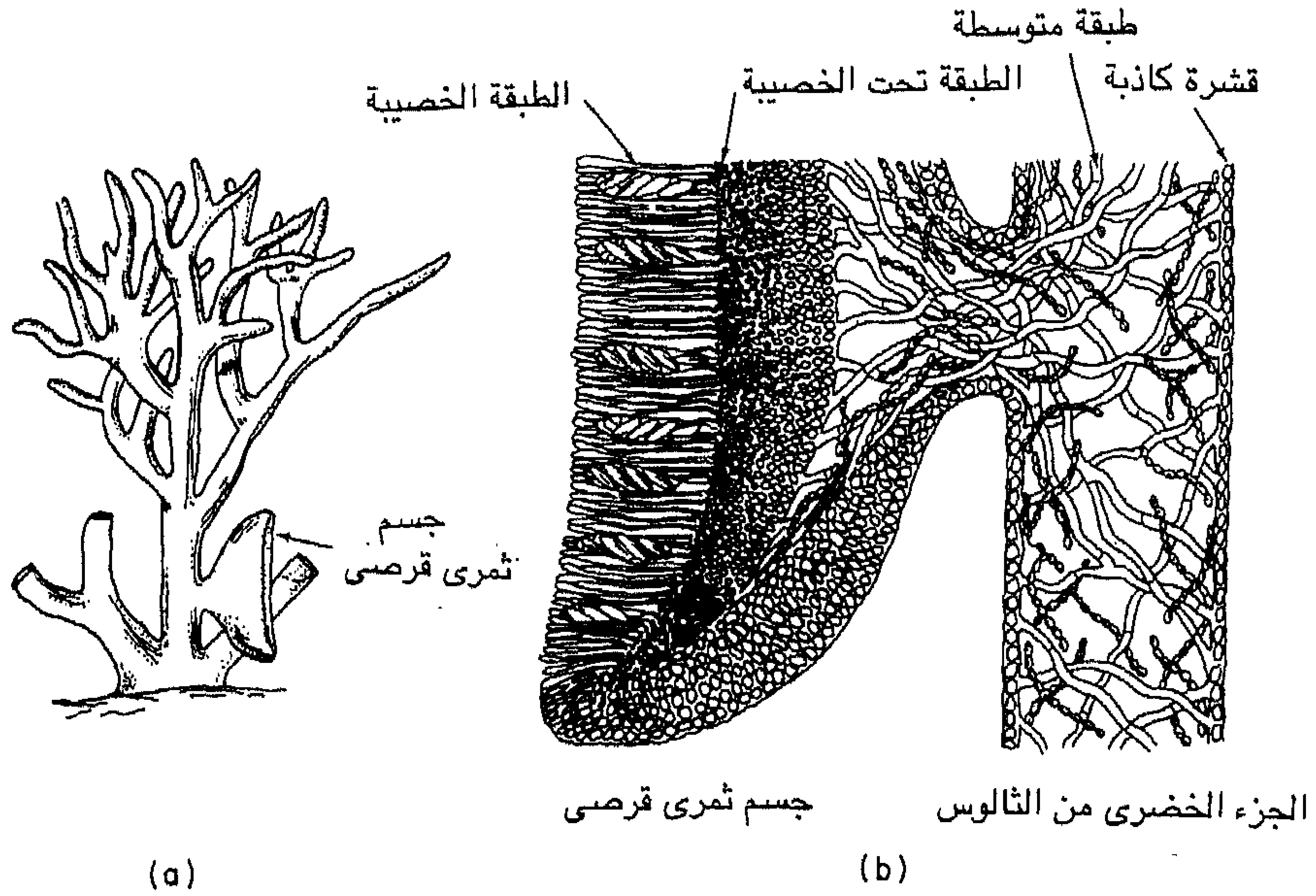
شكل (١٢٥) : (a) نموذج لأشن ورقى ، *Parmelia caperata* . X ١ تقريبا ؛ (b) نموذج لأشن قشرى ، *Diploschistes scrupasus* . X ٥ر٠ تقريبا .

والثقوب التى تسمح بتبادل الهواء قد تكون موجودة على السطح السفلى . وتشمل التحورات الأخرى بالثالوس حراشيفا ضعيفة الاتصال ، نموات خارجية عويمدية (إسديات isidia) ، جيوبا حيث يوجد الطحلب فقط ، والسوريديات soridia (تراكيب محددة تتكون من قليل من الخلايا الطحلبية تحاط بالهيفات)



شكل (١٢٦) : قطاع طولى خلال الثالوس الخضرى لأشن ورقى (a) وأشن قشرى (b) قارن مع الأشن الشجيرى فى شكل (١٢٧) .

ويحدث التكاثر بالطرق اللاجنسية أو الجنسية . ويحدث التكاثر اللاجنسى بواسطة تجزئة الثالوس وهو عادة يحدث بإنفصال الإسيديات العويمدية ، والتى يبدو أنها تحور لأجل التكاثر اللاجنسى . والسوريديات أيضا يمكن أن تنزع



شكل (١٢٧) : أشن شجيرى : (a) طبيعة الثالوس ، (b) مقطع خلال ثالوس يوضح جزءا من جسم ثمرى قرصى جهة اليسار وجزء خضرى جهة اليمين .

وتنتشر بطريقة تماثل الجراثيم ثم تنمو بعد ذلك إلى ثالوس جديد . ويمكن إكثار الفطر لاجنسيا أيضا بواسطة الكونيديات المتكونة فى أوعية بكنيدية . وحيث أن غالبية الفطريات الديتيرية (الناقصة) تتبع الفطريات الأسكية ، فإن تراكيب التكاثر الجنسى عادة تكون ثمارا أسكية شكلى (١٢٧ ، ١٢٨) . تتكون الجراثيم الأسكية فى أكياس أسكية ثم تنطلق . ورغم أن الحالات المباشرة مفتقرة ، فقد أفترض أن الميسليوم الناتج من إنبات الجراثيم الكونيدية أو الجراثيم الأسكية يتصل بطحلب مناسب ويعيد بناء العلاقة الأشنية .

ويلائم نمو الأشنيات عموما توفر فترات من الرطوبة العالية ، الحرارة

المنخفضة ، وشدة إضاءة منخفضة . ومن هؤلاء ، تعتبر الرطوبة أكبر عامل مؤثر لأن الأشينات ظاهريا لا تملك ميكانيكيات خاصة لإمتصاص أو إنتقال الماء . وفيما يتعلق بالماء ، فإن الأشنيات تسلك كثيرا مسلك الآجار أو الجلاتين ، إذ تمتص الماء سريعا عندما يكون متاحا (يصل أحيانا إلى ١٠٠ ٪ - ٣٠٠ ٪ من وزنها الجاف) (Smith, 1962) . ويلائم كل من التنفس والتخليق الضوئى توفر المحتوى الأمثل من الماء فى الثالوس ؛ وهما يتناقصان بالجفاف وأحيانا بالتشبع الزائد . والرطوبة فى صورة الضباب بصفة خاصة تلائم نمو الأشن لأنها تمده باللازم من الرطوبة وفى نفس الوقت تسمح للتخليق الضوئى بأن يأخذ محله عند الحد الأمثل من الضوء ذو الشدة المنخفضة . والرطوبة المتاحة هى العامل الحرج المحدد لتوزيع الأشن فى الطبيعة .



شكل (١٢٨) : ثمار أسكية قرصية الأشن «كأس الجان» *Cladonia* sp. .

وتنمو الأشنيات ببطء شديد ، ويرجع ذلك جزئيا بسبب تعرضها لظروف النمو المثلى لمدة ساعات قليلة فقط فى الصباح عندما لا تزال الرطوبة كافية من الضباب ، الندى ، أو الثلج حديث الأنصهار مما يسمح بحدوث التخليق الضوئى بمعدله الأمثل . ومتوسط الزيادة السنوية لأشنيات كثيرة تكون أقل من ١ ملليمتر ، وأكبر زيادة عرفت هى ٤ سم / سنة . وتصل الأشنيات طور النضج وتنتج الثمار الأسكية ما بين ٤ ، ٨ سنوات من عمرها . ويقاس طول عمر الأشنيات غالبا بعشرات أو مئات السنين . وقد قدر عمر بعض الأشنيات فى المساحات القطبية الألبينية لأن يكون بين ١٠٠٠ ، ٤٥٠٠ سنة . ويمكن أن يعزى طول العمر هذا جزئيا إلى مقدرة الأشنيات على البقاء فترات طويلة فى الجفاف (تصل إلى ٢ – ٣ شهور) دون أن تضار .

والدراسات الفسيولوجية حول تراكم الأشن فى مزرعة مفيد ولكن من الصعب الإستنتاج منه طول المدد الزمنية لأن المصاحبة الأشنية تميل لأن تتحطم تحت الظروف زائدة الرطوبة ، والمواد الغذائية المنتشرة فى المزرعة . ومن الأجدى دراسة فسيولوجيا الشريكين الفطرى و الطحلبى منفصلين لفهم المشاركة الأشنية بصورة أفضل . ولكى نجرى مثل هذه الدراسة ، فمن الضرورى فصل المكونين عن بعضهما وزراعة كل منهما دون أعتماده على الأخر .

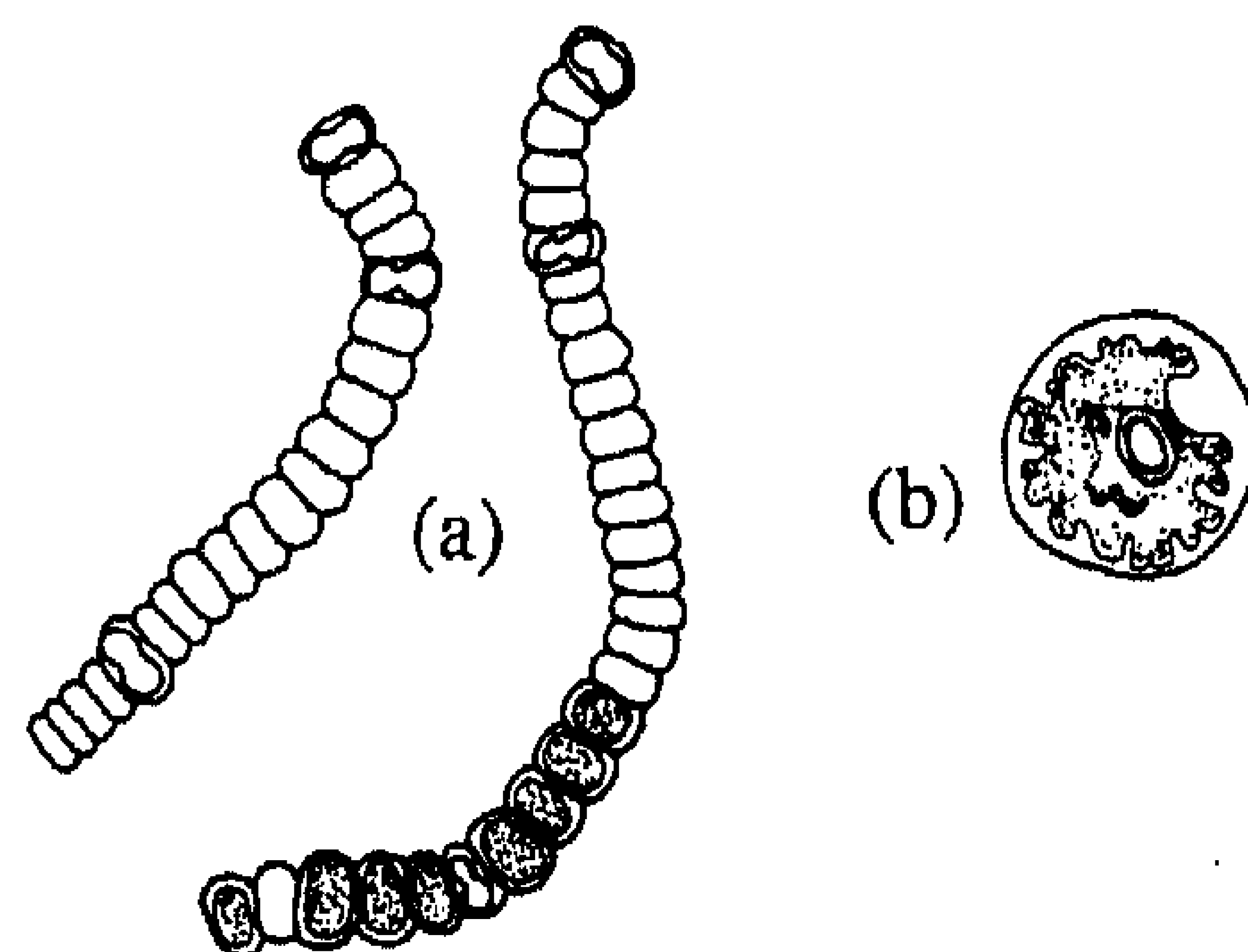
ويمكن عزل المكون الطحلبى بغسل ثالوس الأشن أولا فى ماء صنبور جارى لمدة ١٥ دقيقة ، ثم تمشيط الثالوس وفصل الخلايا الطحلبية بالهيفات المتصلة بها بواسطة ماصة ميكرومترية معقمة تحت الميكروسكوب . (تؤدى هذه التقنية إلى إمكانية زراعة ملوث إنتقالى) . تمرر الخلايا الطحلبية بعد ذلك فى أربع أو خمس قطرات من الماء المعقم ثم توضع على بيئة مائلة من معدن غير عضوى صلب ، ثم

تحضن فى الضوء . ولن ينمو الفطر تحت مثل هذه الظروف . وتوجد طريقة أبسط ولكنها مؤكدة تتضمن تقشير قشرة الأشن ، تجزئة الباقى من الثالوس ، ثم تحضين جزء على البيئة المعرضة للضوء . وإذا أستخدمت هذه الطريقة الثانية ، فالواضح أن الخلايا الطحلبية الغريبة سوف تزرع ؛ ويمكن تمييز الشريك الطحلبى بالمقارنة مع تحضير ميكروسكوبى محمل من الأشن ثم التنقية بتكرار الزراعة (Ahmadjian, 1967 b) . ويمكن عزل الشريك الفطرى بإستخدام تقنيات علم الفطر القياسية . وحيث وجد أن معظم الفطريات الأشنية من الأسكية ، فيمكن تحسين فرصة أنطلاق الجراثيم بإعداد طبق بترى به بيئة آجار ٢ ٪ ، ونقع الثمار الأسكية فى ماء بارد لمدة ١٥ دقيقة ، ثم ملامسة الثمرة الأسكية المقلوبة للسطح الداخلى لغطاء طبق بترى المحتوى على جيلاتين بترولى مع الهز الخفيف . وعند جفاف الأشن الرطب ، ستنطلق أعداد كبيرة من الجراثيم على سطح الآجار . وبعد الإنبات ، ينقل جزء من الآجار الذى يحمل الميسليوم إلى بيئة مغذية (مثل بيئة آجار خميرة المولت) للزراعات الأخرى (Ahmadjian, 1967 a) .

مكونات المتكافل The Components of The Symbiont

الشريك الطحلبى The Algal Partner : يوجد على الأقل ٢٦ جنسا طحلبيا هى أفراد المرافقة الأشنية . وهذه تشمل ثمانية من الطحالب الخضراء المزرقة وجنس واحد من الطحالب الخضراء المصفرة ؛ أما الباقية فتتبع الطحالب الخضراء . وطحلب نوستوك *Nostoc* هو الطحلب الأخضر المزرق الأكثر انتشارا فى الأشنيات ، بينما يوجد الطحلب الأخضر تريبوكسيا *Trebouxia* فى ٧٥ ٪ أو أكثر من أشنيات المناطق المعتدلة (شكل ١٢٩) (Ahmadjian, 1966 a, 1966 b) .

وجميع الطحالب التى تشارك فى الأشنيات قادرة على الظهور منفصلة فى الطبيعة .



شكل (١٢٩) : الطحالب الشائعة كشركاء فى الأشنيات (a) نوستوك ؛ (b) تريبوكسيا .

وقد أجريت دراسات تغذية وفسيولوجية عديدة على الطحالب (فى أغلب الأحيان على تريبوكسيا) فى المزرعة النقية . وقد أعطت غالبية العزلات نموا جيدا على بيئة يضاف إليها كربوهيدرات أو نيتروجين عضوى ، واستطاع البعض من النمو غير ذاتى التغذية فى الظلام عند إضافة هذه المواد الغذائية . والواضح أن الطحالب لاتحتاج إلى مصدر خارجى للڤتيامينات وهى بطيئة النمو جدا . ومعدل نموها البطىء يمكن جزئيا أن يفسر معدل النمو البطىء للأشن ككل .

والأشنيات التى يكون فيها طحلب نوستوك هو الشريك يمكنها تثبيت نيتروجين الهواء الجوى . وطحلب نوستوك المعزول لا يفرز فقط كميات كبيرة من المركبات النيتروجينية فى بيئة المزرعة ، ولكنه أيضا يفرز عديدات تسكر وڤيتامينات (بيوتين ، ثيامين ، ريبوفلافين ، وحمض نيكوتينيك) .

الشريك الفطرى The Fungal Partner : ليس من المعــروف إذا كــان الشركاء من الفطر ذوى قدرة بقاء مستقلة فى الطبيعة ، رغم أنه يبدو أن كلا الطورين الميسليومى الرمى والكامل الغير أشنى يجب حدوثهما . ومعظم الفطريات الأشنية أفرادا من الفطريات الأسكية ، بينما القليل الباقى يتبع الفطريات البازيدية أو الديتيرية . ومن الناحية التقسيمية ، فإن الفطريات الأشنية تنتشر بإتساع فى الفطريات الأسكية ، وأن العديد من هذه الفطريات يمكن أن تكون أشنيات . والفطريات الأشنية والغير أشنية يمكن أن توجد فى نفس الرتبة . فمثلا ، معظم أفراد رتبة دوثيديالات (من الفطريات الأسكية المسكنية) هى غير أشنية ولكن البعض منها يمكن أن يشترك فى تكوين أشن . وبالمقارنة ، فرتبتى كاليكالات ، ليكانورالات التابعتين للفطريات الأسكية القرصية يضمان فطريات أشنية بالكامل تقريبا . وعند الفصل ، فإن الفطر يحتفظ بالاسم العلمى للأشن .

ومثل الطحلب والأشن المتكون ، تنمو الفطريات ببطء شديد فى المزرعة ويمكن أن تصل إلى حجم ١ أو ٢ ملليمتر فقط خلال عام بأكمله . وجميع الفطريات تعتمد إما كليا أو جزئيا على مصدر خارجى للثيامين و / أو البيوتين ، وبصورة أقل ، للفيتامينات الأخرى . والطور الكامل الغير أشنى للفطر *Cladonia cristatella* قد حصل عليه فى مزرعة (Ahmadjian, 1966 c) .

إعادة تخليق الأشن من الشريكين

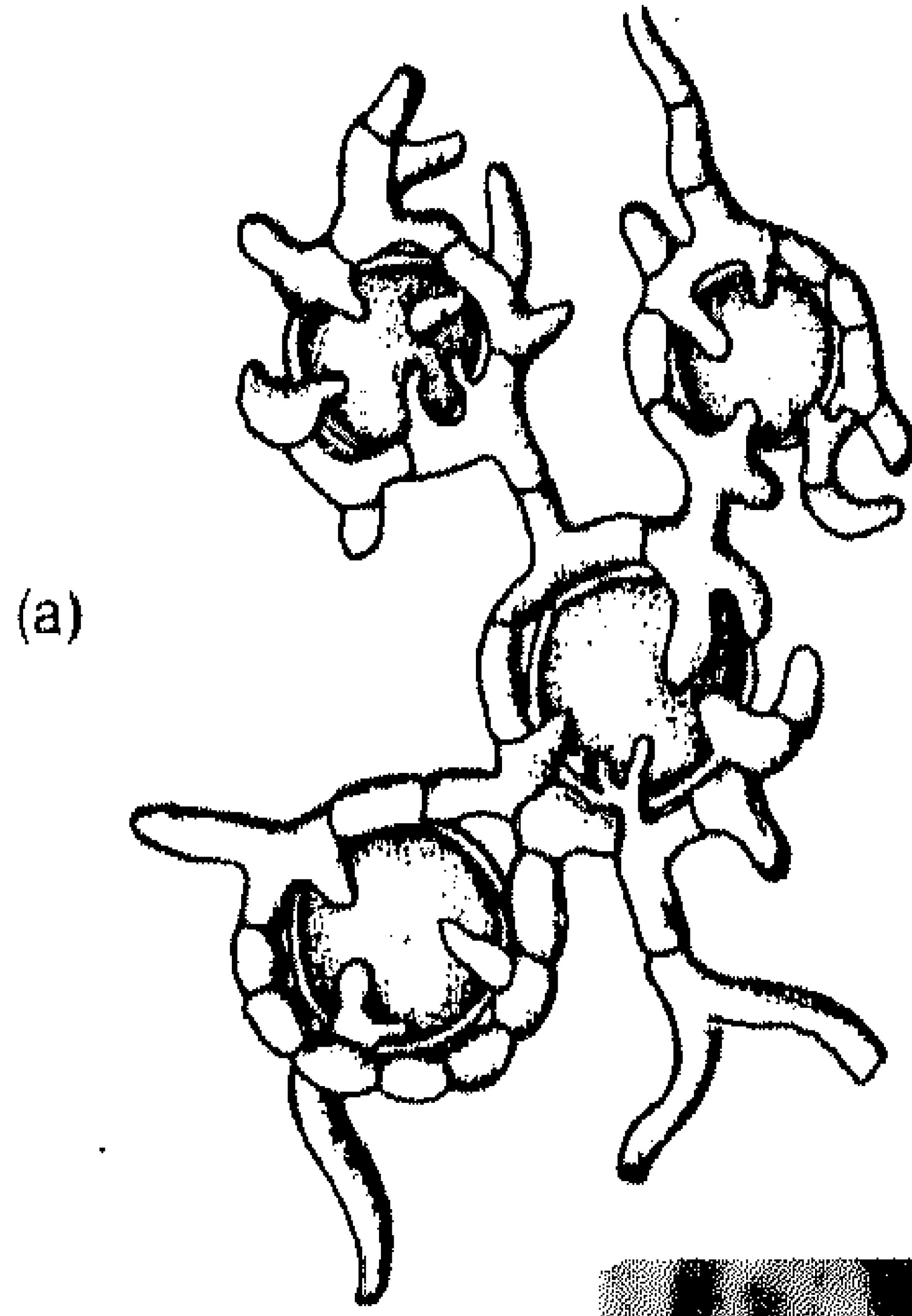
Resynthesis of The Lichen From Partners

لقيت محاولات إعادة تخليق الأشن من الشريكين المنفصلين نجاحا محدودا . وتعتبر هذه الدراسات أساسا قيمة فى الأشارة إلى الظروف الأكثر ملائمة لإعادة تخليق الأشن ، وبذلك تعطى علامات إضافية عن حياتها . والمصاحبة الأشنية يمكن أن تتأسس فقط إذا كانت ظروف النمو غير ملائمة للنمو المستقل لكل من الشريكين . فعلى سبيل المثال ، إعادة تخليق ثالوس الأشن بواسطة *Endocarpon pusillum* حصل عليها فقط على تربة عرضت لتبادل فترات جفاف وترطيب وأيضا إضاءة وإظلام . كما تطلب أيضا توفير مستويات غذائية منخفضة . وأكثر الظروف المؤثرة والمناسبة لأعادة التخليق بواسطة *E. pusillum* كانت التجفيف البطىء ، وهى علامة عامة تتقاسمها الأشنيات الأخرى التى أعيد تخليقها (Ahmadjian, 1973) . وتبادل الظروف البيئية ، خاصة الضوء والرطوبة ، تلائم أيضا نمو الأشن إذا حدث وتكون (Harris and kershaw, 1971; Pearson, 1970) . والأشن المتكون سوف ينفصل إلى مكونيه إذا توفرت الظروف الملائمة من الرطوبة ، الضوء ، والتغذية الكافية (وهذا يمكن أن يحدث فى الطبيعة) ، أو حتى إذا كانت الظروف البيئية غير متبادلة . وتشير هذه الملاحظات إلى أن المصاحبة الأشنية هى دفع فرد يعتمد على ظروف معاكسة لبقائه .

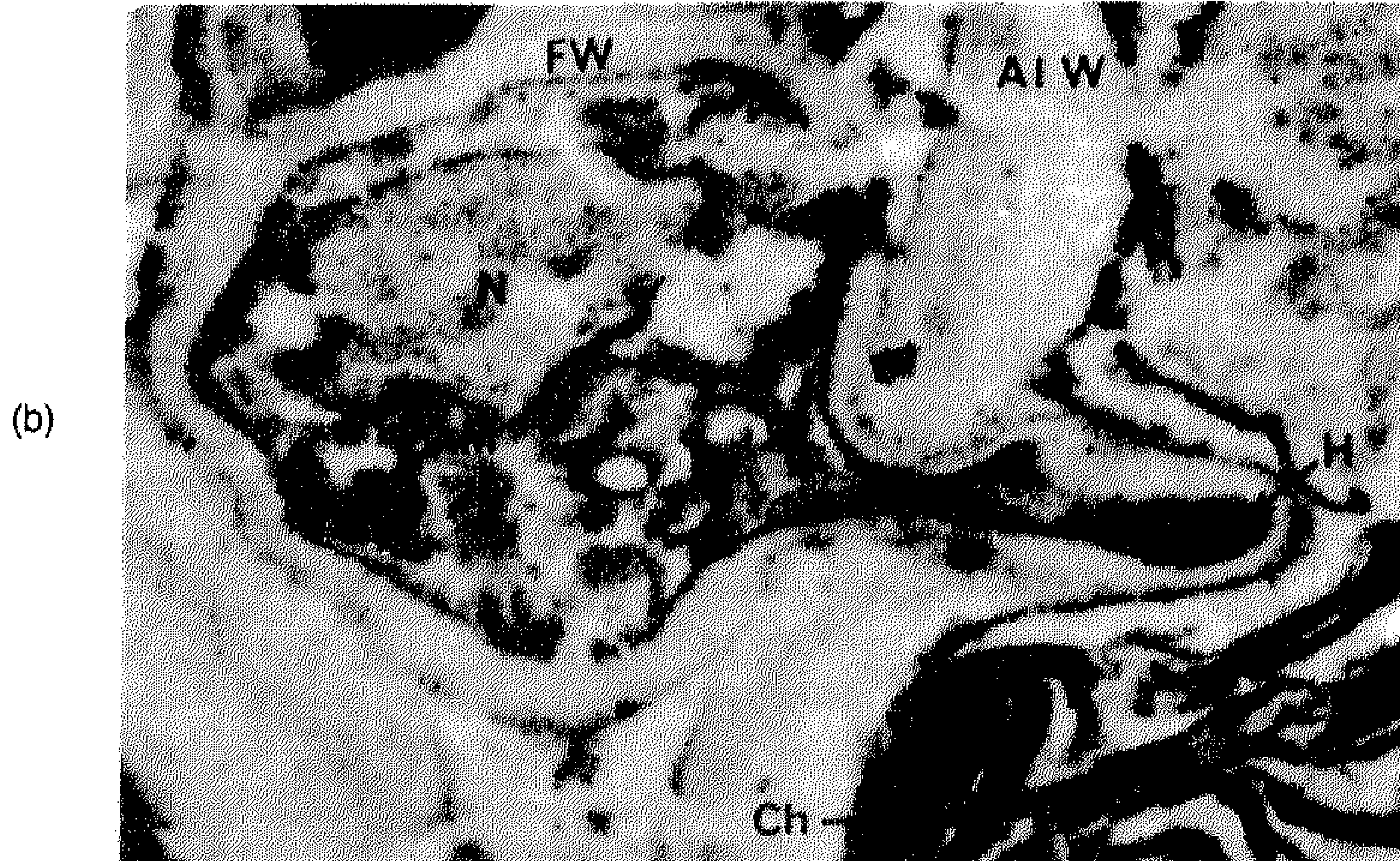
طبيعة التداخل Nature of The Interaction

إن العلاقات الفسيولوجية للشريكين فى المصاحبة الأشنية هى حالة تبادل نفع . والصورة الأكثر انتشارا أن الطحلب الذى يقوم بالتخليق الضوئى يعطى مادة عضوية لكلا الشريكين ، وأن الفطر يحمى الطحلب من الجفاف ، الموجات الضوئية العالية ، والضرر ، كما يمده بالماء والمعادن . وهذا التوضيح يمكن أن يعبر عنه إما (١) تطفل محكم ، إذا كان الطحلب يعتمد على نفسه ولا يعتمد على "الفوائد" التى تنتج عن المشاركة ، أو (٢) علاقة يحصل فيها الطحلب على شيء لا يمكنه تحقيقه إذا عاش بمفرده فى الصورة الحرة . هذا التوضيح الواسع قد دعم تجريبيا جزئيا فقط ، وأكثر من ذلك ، فلا يمكن الافتراض بأن جميع العلاقات الأشنية تكون متشابهة فى المظهر حيث يدخل فيها عديد من الطحالب والفطريات المختلفة . ونعرض فيما يلى بعض النقاط المتخصصة التى يمكن أن تساعد فى توضيح طبيعة التداخل .

الفوائد المتاحة للشريك الفطرى Possible Advantages for the Fungal Partner : أصبح جليا الآن أن الفطر يستفيد غذائيا من الطحلب فى العلاقة الأشنية (شكل ١٣٠) . وفى المزرعة ، يتنج الطحلب فيتامينات زائدة تعوض نقص الفيتامينات فى الفطر المزروع ، مما أدى إلى الاقتراح بأن الطحلب يمد الفطر بعوامل نمو ضرورية فى الأشن . وبالإضافة إلى ذلك ، يعتبر إفراز المركبات النيتروجينية بواسطة بعض الشركاء الطحالب المثبتين للنيتروجين مفيدا للفطر بطريقة مشابهة .



شكل (١٣٠) : ممصات الشريك الفطرى تخترق الخلايا الطحلبية : (a) كما تشاهد بالميكروسكوب الضوئى ؛ (b) كما تشاهد بالميكروسكوب الاليكترونى . مفتاح : AlW تشير إلى جدار خلية الطحلب ؛ FW تشير إلى جدار خلية الفطر ؛ N تشير إلى نواة الخلية الفطرية ؛ H تشير إلى ممص ؛ Ch تشير إلى بلاستيدة خضراء فى الخلية الطحلبية . الأشن فى (b) هو *Cladonia cristatella* × ١٧٠٠٠ .



والمركبات الكربونية المصنعة بواسطة الشريك الطحلبى أثناء التخليق الضوئى تتحرك إلى داخل الأنسجة المتوسطة فى الأشن حيث يتم امتصاصها بواسطة الفطر . ويمكن إثبات ذلك تجريبيا بتحضين أقراص أشن فى بيئة تحتوى على نظير كربونى مشع C^{14} . ومن الواضح أن الكربوهيدرات المنتجة بواسطة الطحالب فى عملية التخليق الضوئى ستكون زائدة عن الكمية التى تحتاجها ، ولكنها لا تستطيع أستعمال هذا الفائض من الغذاء للتكاثر أو النمو الإضافى كما ستفعل إذا عاشت فى الحالة الحرة .

وانسياب الغذاء من الطحلب إلى الفطر يمكن رؤيته حيث أن خلايا الطحلب قدر أنها تحتل فقط ٣ ٪ إلى ١٠ ٪ من الكتلة الكلية للأشن بالوزن ، ولكنها لا تزال تمد الكربوهيدرات إلى الأشن بأكمله . ومن المحتمل أن ٧٠ ٪ إلى ٨٠ ٪ من الكربون المثبت بواسطة طحلب نوستوك أو طحلب تريبوكسيا قد مضى إلى الفطر (Farrar, 1976) . ويبلغ انسياب المواد الغذائية إلى داخل الفطر أقصى مداه عندما يكون الثالوس مشبعا بالرطوبة ومعرضا للضوء . وبالعكس ، يمكن تثبيط النشاط الفطرى بواسطة مستويات الرطوبة المنخفضة سواء فى الضوء أو الظلام ، وتحت هذه الظروف ينساب قليل من الكربوهيدرات إلى داخل الفطر (Harris and Kershaw, 1971) .

الفوائد المتاحة للشريك الطحلبى Possible Advantages for the Algal Partner : ليس من السهولة بمكان تقدير الأفضليات المكنة للطحلب فى العلاقة الأشنية . فالطحالب يمكن أن تكون خاسرة حيث أنها لا تستطيع النمو والتكاثر بمعدلاتها القصوى لأنها ليست قادرة على استهلاك جميع المواد الكربوهيدراتية التى تنتجها . والطحالب تحتفظ بكل أو معظم المواد الكربوهيدراتية التى تنتجها فقط عندما تكون مستويات الماء منخفضة (وبذلك يثبط النشاط الفطرى) وأن يكون الضوء موجودا لدرجة أن نواتج التخليق الضوئى يمكن أن تنتج . ومثل هذه الظروف يمكن أن تحدد الفترات الأساسية التى خلالها يستطيع تخزين نواتج التخليق الضوئى وربما ينمو (Harris and Kreshaw, 1971) .

ومن المظاهر الهامة التى أعطيت بواسطة Ahmadjian (1966 b) ؛ أن تريبوكسيا - أشهر شريك طحلبى - نادرا ما يوجد فى حالة معيشة حرة فى

الطبيعة . ومع ذلك ، فإن الطحلب *Pleurococcus vulgaris* – أكثر الطحالب التى تعيش حرة انتشارا – لم يوجد مطلقا كفرد مصاحب فى أشن . وقد يكون ذلك لأن *P. vulgaris* (وطحالب عديدة أخرى) لا يمكنها البقاء مع أتصال تطفلى أشنى ، فى حين يستطيع *Trebouxia* الصمود لهذه المقابلات . ولطحلب تريبوكسيا مميزات تضعه فى موقف منافسة خاسرة فى الحالة الحرة (الموجات الضوئية المثلى منخفضة ، معدل نمو بطىء ، وتفضيله للنيتروجين العضوى) ولكنها تسمح له بالنمو القوى فى المصاحبة الأشنية . والمصاحبة الأشنية تلائم هذا الطحلب لأنه يبعد عن المنافسة مع الطحالب حرة المعيشة ويوضع فى ثقبه البيئى الخصوصى . يمكننا أن نستخلص أن المصاحبة الأشنية هى دائما مجال فائدة مشكوك فيها للمكون الطحلبى . ورغم أن الطحلب يمكنه استيطان بيئات جديدة بسبب هذه المرافقة ، فإنه يضحى بقدرته على النمو والتكاثر بمعدله الأقصى ولا يعتمد على هذه العلاقة لراحته . وربما يكون الإستثناء هو طحلب *Trebouxia* الذى لا يستطيع المنافسة الفعالة عندما يعيش حرا ، ولهذا الطحلب تكون المرافقة الأشنية ذات نفع .

الميكوريزا (الفطريات الجذرية) Mycorrhizae

المرافقة الثنائية بين جذر من النباتات الراقية وفطر لا ينتج مرضا تسمى بالميكوريزا mycorrhiza . يعيش الفطر كغازى للجذر ويشتق غذاءه منه . ولقد أصبحت حالة منفعة متبادلة لأن النبات يستفيد من هذه العلاقة . وتباينت النظريات المتعلقة بهذا التداخل من تلك التى تقول أن الفطر يعتقد أنه متطفل فى حين يأخذ النبات القليل أولا يأخذ شيئا من هذه العلاقة إلى تلك التى تقول أن كلا الشريكين يستفيد من الصحبة . وتشير الحالات الحديثة إلى أن الفطريات

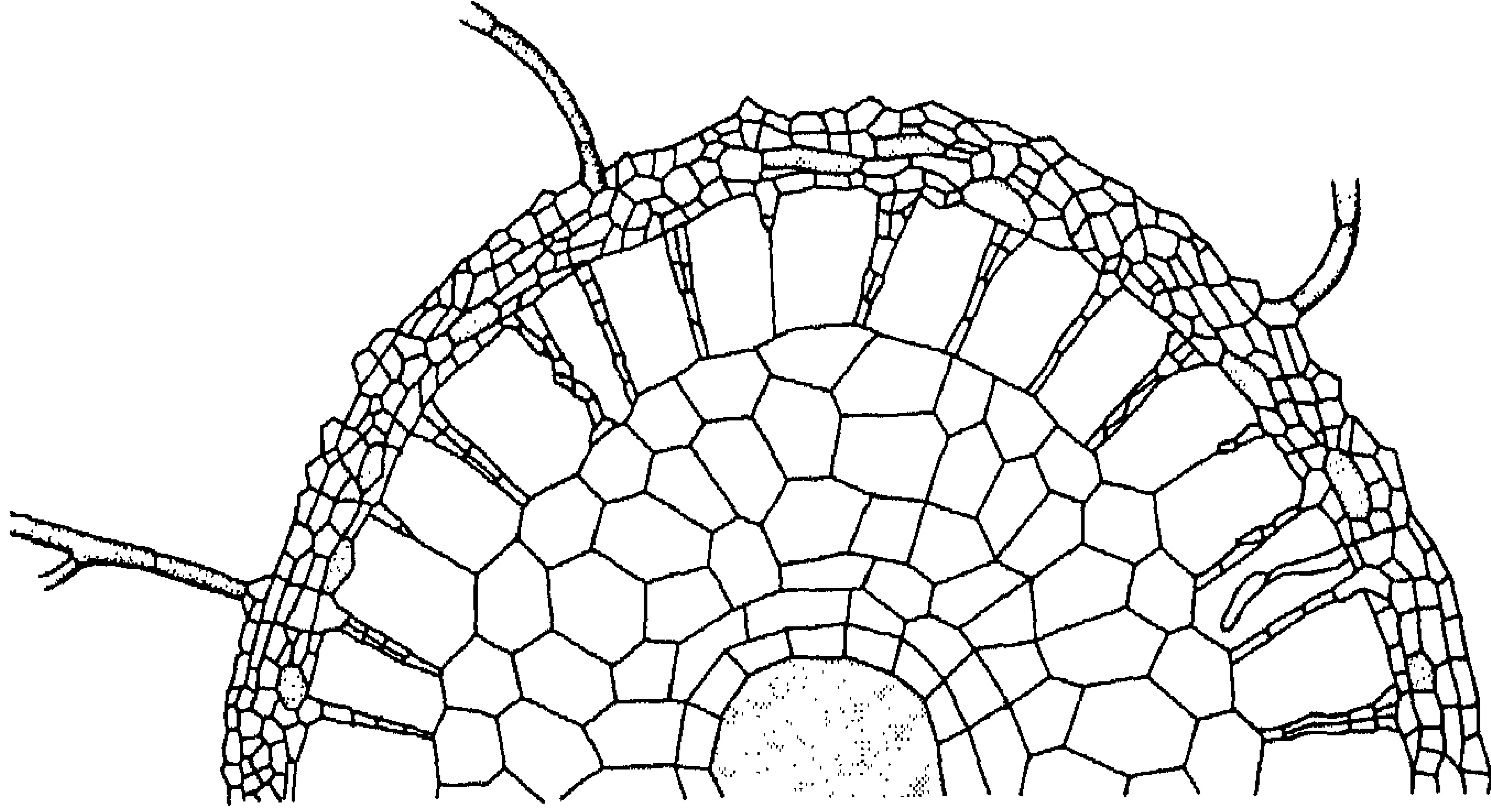
الميكوريزية تكون غالبا مفيدة لنباتاتها المرافقة ، وبصورة خاصة تحت بعض الظروف السائدة الشائعة ، وأنها نادرا تكون متطفلة عندما ينقلب التوازن الطبيعى . وتشكل الميكوريزا مجموعة مستقلة يمكن عمل تعميمات قليلة لها آخذين فى الاعتبار فسيولوجية المجموعة ككل ، خاصة وأن العلاقة قد تختلف حسب الظروف السائدة أو حسب مصاحبة الفطر للنبات .

ويمكن تقسيم الميكوريزا إلى طرازين كبيرين : (١) الميكوريزا الخارجية ectomycorrhizae حيث يوجد الفطر خارج خلايا العائل فقط ، (٢) الميكوريزا الداخلية endomycorrhizae حيث يوجد الفطر بأكمله داخل خلايا العائل . كما يظهر طراز ثالث وسطى أيضا ، ولكن مصاحبات ميكوريزية قليلة من هذا الطراز هى التى توجد ويعرف القليل جدا نسبيا عن حيويتها . وسيناقش فيما يلى الميكوريزا الخارجية والميكوريزا الداخلية .

الميكوريزا الخارجية Ectomycorrhizac

الميكوريزا الخارجية هى تلك التى يكوّن فيها الفطر غمدا خارجيا من بارنشيمة كاذبة يبلغ سمكها حوالى ٤٠ ميكرونا وتكون ما يصل إلى ٤٠ ٪ من الوزن الجاف الكلى للعضو . ويخترق الفطر غالبا بين خلايا البشرة والخلايا القليلة الخارجية من القشرة ، مكونا شبكة من الهيفات بين الخلايا (شكل ١٣١) .

نباتات الميكوريزا الخارجية The Ectomycorrhizal Plants . تكثر الميكوريزا الخارجية فى أشجار الغابات فى المنطقة المعتدلة ، حيث تكون شائعة على الجذور فى الطبقة الدوبالية عنها فى الأعماق الأكبر وهذه المرافقة بين الفطر والجذر تتأسس على الجذور الثانوية نشطة النمو . وبعض أشجار الغابات تكون مكونات



شكل (١٣١) : قطاع عرضى فى ميكوريزا خارجية ، يوضح الغمد الفطرى والهيفات بين الخلوية .

إجبارية للميكوريزا الخارجية وسوف تفشل فى النمو عند غياب فطريات الميكوريزا : وهى تشمل أنواعا من الصنوبر ، البلوط ، والخوخ . وأشجار أخرى تكون مكونات اختيارية للميكوريزا الخارجية : وهذه يمكنها أن تنمو طبيعيا حتى عند غياب الفطريات الميكوريزية ؛ رغم أنها تكون ميكرويزا خارجية إذا وجدت الفطريات . وتشمل الأشجار الاختيارية للميكوريزا الخارجية أنواعا من المخروطيات والصفصاف والدردار والتى تعتبر من الغازيات الأول للأراضى المتروكة ، والرائدة فى تعاقب الغابات . وعندما تزحف إلى الأراضى المتروكة ، تستطيع أنواع النباتات الاختيارية للميكوريزا الخارجية أن تنمو وتبقى فى غياب

الكساء الفطرى الميكوريزى المؤسس . وعندما تنمو هذه النباتات ، تجد فطريات الميكوريزا فى النهاية طريقها إليها ، ومؤخرا تستطيع أنواع النباتات الاجبارية للميكوريزا الخارجية أن تؤسس نفسها فى النهاية (Meyer, 1973) . وفى بعض الأحيان يكون مستحبا أن تؤسس أشجارا فى مواقع غير مناسبة مثل الأراضى المهملة أو فى الأماكن التى يوجد بها إهمال وهدم كثيرين بسبب إنشاء الطرق . فإما أن تزرع أنواع النباتات الاختيارية للميكويزا الخارجية أو تزرع شتلات أشجار نامية مع ميكوريزا خارجية فى مثل هذه الأماكن فستكون ناجحة .

فطريات الميكوريزا الخارجية The Ectomycorrhizal Fungi : إن الفطريات التى تكون ميكوريزا خارجية هى عادة أفراد من الفطريات البازيدية ، وخاصة أفراد الأجاريكالات ، والفطريات البازيدية المعديّة . كما أن بعض أفراد الفطريات الأسكية فى رتبتى يوروشياالات وتيوبيرالات تكون أيضا ميكوريزا خارجية . وتوجد الثمار الجرثومية لفطريات معينة بكثرة تحت أشجار من نوع نباتى محدد ، ويفترض غالبا أنها متكافلة . وتتضمن الأمثلة المصاحبة المنتظمة لفطر عيش الغراب *Lactarius delicious* مع نوع الصنوبر *Pinus pinea* ؛ وكذلك فطر من البولتيات *Suillus granulatus* وفطر عيش الغراب *Russula emetica* مع الصنوبر *Pinus pinaster* والجنس التحت أرضى *Rhizopogon* يوجد بإنتظام مصاحبا للمخروطيات . ولبعض فطريات الميكوريزا الخارجية مدى عوائلى أوسع وسوف تكون علاقة تكافلية مع عديد من أجناس الأشجار العائلة أو تعيش أحيانا مترممة . والعدد الفعلى لفطريات الميكوريزا الخارجية غير معروف ، وكثير من الأنواع التى يبدو أنها تعيش كلية كمترممات يمكنها فعلا أن تكون ميكوريزا خارجية .

وفى حالات كثيرة ، تبقى الدرجة التى يعتمد فيها الفطر على العلاقة الميكوريزية الخارجية مبهمة . ومحاولات زراعة الشريك الفطرى فى الميكوريزا الخارجية تكون أحيانا غير ذات قيمة ، حيث تعنى المعيشة فى علاقة غذائية صعبة مع العائل . وبعض الفطريات تظهر أنها مكونات إجبارية للميكوريزا الخارجية ولا يمكنها التجرثم عند غياب المصاحبة الميكوريزية ؛ ولم يعرف ما إذا كانت تعيش مترممة بعيدا عن عوائلها . ووجد Melin (1953) فى دراساته المزرعية على بعض فطريات الميكوريزا الخارجية أنها لا تستطيع استهلاك كربوهيدرات معقدة مثل السليلوز أو اللجنين ولكنها تحتاج إلى كربوهيدرات ذائبة . وإضافة إلى ذلك ، تحتاج جميع هذه الفطريات إلى مصدر خارجى من الثيامين ، وبعض الفيتامينات المطلوبة الأخرى ، عوامل نمو فى إفرازات الجذور ، أو الأحماض الأمينية . ورغم أن عدم مقدرة استهلاك الكربوهيدرات المعقدة هى ظاهرة شائعة الحدوث بين مكونات الميكوريزا الخارجية ، فإن ذلك ليس عاما . وبصفة عامة ، يؤدى الاعتماد على الكربوهيدرات الذائبة إلى جعل فطريات الميكوريزا الخارجية رميات ضعيفة المنافسة فى التربة وتعتمد على السكريات فى الجذر كمصدر لغذائها . وكما سيأتى تفصيله فى الجزء المقبل ، فإن الفطريات تحصل على السكريات من الجذر .

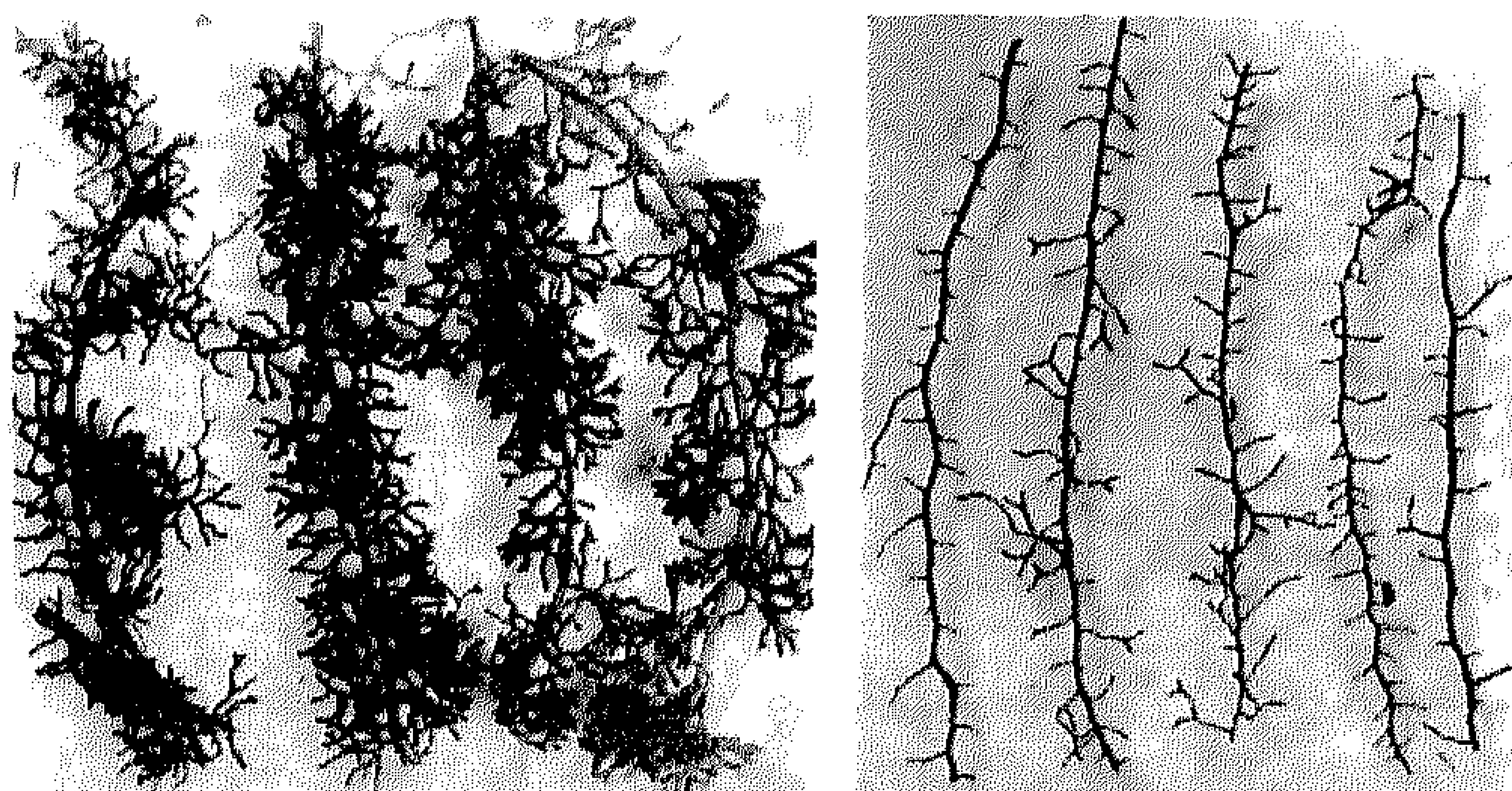
طبيعة التداخل Nature of the Interaction : تنبت بذور النباتات وتنمو لتعطى نباتا غير مصاب ، ثم تظهر الميكوريزا الخارجية بعد ذلك بعدة أسابيع . فمثلا ، تبدأ الإصابة بفطريات الميكوريزا فى الصنوبر بعد ظهور الأوراق الإبرية الأولى وتصاحب ظهور الجذور الجانبية والثانوية (Huberman, 1940) . والجذور الثانوية نشطة النمو هى فقط التى يتم غزوها بصفة عامة .

تفرز مركبات من الجذر فتشجع إنبات ونمو الفطريات بالقرب من الجذر . وهذه تشمل عامل نشط جدا ولكنه غير معّرف هو العامل M وڤيتامينات B ، خاصة الثيامين (Melin, 1963) . تغزو الفطريات الجذر بالاختراق بين خلايا القشرة . ويبدو أن تغلغل الفطر لمسافة أبعد داخل الجذر يتم تثبيطه بواسطة مركبات طيارة داخلية (Melin and Krupa, 1971) .

وعندما يصبح الفطر موجودا داخل الجذر ، يفرز الفطر أنواعا من منظمات النمو ، متضمنة الأوكسينات ، السيتوكينينات ، الجبريلينات . وهذه المركبات تشبه تلك التى تتكون طبيعيا بواسطة النبات العائل والتى تنظم انقسام الخلية ، النمو ، وعمليات فسيولوجية أخرى مثل التجمع والتحكم فى نقل الغذاء . ولقد أقترح أن إفراز منظمات النمو بواسطة الفطر يكون ذو فائدة للنبات ويمكن أن يعد جزئيا على أنه مشجع للنمو وقد لوحظ ذلك فى النباتات المصاحبة للميكوريزا الخارجية (Smith, 1973) . وتوجد منظمات النمو هذه بتركيزات أعلى من الطبيعية وتؤثر على نمو الجذر . ويبقى الجذر صغيرا ويفشل فى تكوين السوبرين ، كما تفشل الشعيرات الجذرية فى النمو ، ويكون الجذر قصيرا جدا وأحيانا أعرض ، كما تتكون فروعا جانبية (شكل ١٣٢) . ويكون التفرع عادة ثنائى الشعبة فى الصنوبر بينما يكون راحيا إلى غير منتظم فى عوائل أخرى . وتظهر الدراسات التشريحية فى ميكوريزا الخوخ أن الجذر يستمر فى النمو بالرغم من اختزال المنطقة المرستيمية فى الطول ، بسبب كل من نقص فى انقسام الخلايا المرستيمية واستطالة الخلية . وتزداد المساحة السطحية للجذور الميكوريزية كما تطول فترة حياتها .

وبعد أن يصبح الفطر مؤسسا داخل الجذر ، يمكن تقدير اعتماده الغذائى على النبات وقدر Melin and Nilsson (1957) حركة الكربوهيدرات من الجذر

إلى داخل الفطر . فقد نميا بادرات صنوبر فى جو يحتوى ثانى أكسيد كربون مشع C^{14} ووجد أن ذرات C^{14} المثبتة فى التخليق الضوئى يمكن ملاحظاتها فى المركبات العضوية التى انتقلت من الجذر إلى الغمد الفطرى . وفى الميكوريزا الخارجية عموما ، تتحول الكربوهيدرات الذائبة التى تمر من الجذر إلى الغمد الفطرى إلى عديدات تسكر غير ذائبة ومخزنة (مانيتول ، تريهالوس ، وجليكوجين)



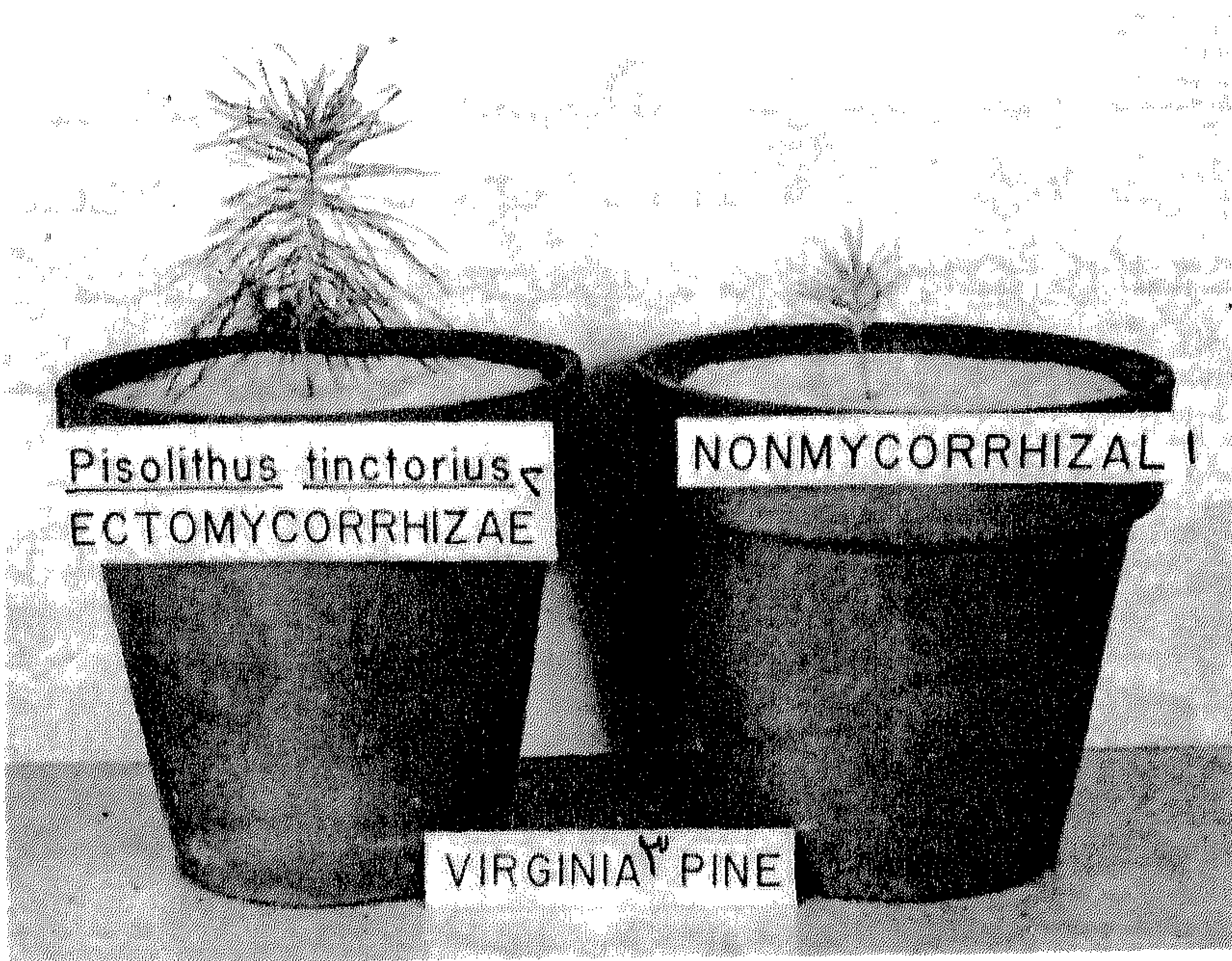
شكل (١٣٢) : جذور بادرات الصنوبر (إلى اليسار) مع (وإلى اليمين) بدون فطر الميكوريزا الخارجية *Pisolithus tinctorius* ، وهذه الجذور من البادرات الموضحة فى شكل ١٣٣ .

داخل الغمد . وعديدات التسكر هذه يمكن استخدامها بواسطة الفطر وليس النبات . وتساعد هذه الحالة على استمرار انسياب الكربوهيدرات إلى الجذور بإبقاء تدرج فى تركيز السكريات الذائبة فى الجذر وبوجود "انخفاض" فى الاتجاه الذى تتحرك إليه الكربوهيدرات .

وتساعد الميكوريزا الخارجية النبات على امتصاص العناصر . فالميكوريزا الخارجية لها القدرة على تجميع أيونات من محلول مخفف جدا . وتتجمع هذه الايونات أساسا فى الغمد الفطرى بينما تمر كمية بسيطة فقط إلى داخل الجذر . فعن الفوسفات ، تبقى كمية كبيرة تصل إلى ٩٠ ٪ منها فى الغمد الفطرى ، بينما تمر ١٠ ٪ فقط إلى داخل الجذر . وكمية الفوسفات التى تمر إلى داخل الجذر تزداد عندما يحدث عجز فى الإمداد الخارجى للفوسفات (Harley and McCready, 1950; Harley *et al.*, 1953) وتحت ظروف أراضى الأشجار الخشبية ، تكون سرعة امتصاص الأيونات بواسطة الميكوريزا كبيرة ، حيث تذوب الأيونات بسرعة بسبب سقوط الأمطار الموسمى ، وتمر فى الحال إلى الطبقات العميقة من التربة التى تحتوى على المعادن . وتستطيع هذه الميكوريزا الخارجية تجميع الأيونات أثناء الفترة البسيطة التى تكون فيها الأيونات زائدة الإمداد ثم تنظم مرورها إلى داخل النبات بقية العام عندما يوجد عجز فى إمداد الأيونات (Harely, 1969). وإضافة لذلك ، يتشجع امتصاص الأيونات بسبب زيادة مساحة السطح فى الجذور الميكوريزية الخارجية وبسبب إمتداد الميسليوم فى التربة .

وقد قدرت الطاقة الإمتصاصية الأعلى للجذور الميكوريزية الخارجية فى تجربة حقلية بواسطة Hatch (1937) . وضعت بعض بادرات صنوبر فى أصص بها تربة صحراوية (تفتقر إلى فطريات الميكوريزا) ، ثم قدمت الفطريات الميكوريزية فى أحد معاملاتها . فكانت النباتات المصاحبة الميكوريزا الخارجية كبيرة ولونها أخضر داكن واحتوت كميات طبيعية من الأملاح المعدنية . أما نباتات المقارنة بدون الميكوريزا الخارجية فكانت صغيرة وصفراء اللون وأحتوت فقط كميات قليلة

من البوتاسيوم ، الفوسفور ، النيتروجين . وتقرر هذه التجربة أن الميكوريزا الخارجية تساعد على امتصاص الأملاح المعدنية وأن الصنوبر غير قادرة على امتصاص كميات كافية من المواد الغذائية للإبقاء على النمو الطبيعي فى بعض الأراضى التى تفتقر إلى فطريات الميكوريزا الخارجية (شكل ١٣٣) . والقابلية المتزايدة لتجميع الأيونات وللنفاذية الاختيارية لها إلى النبات العائل تساعد وتشجع نمو النباتات العائلة ، وخاصة عندما تكون نامية فى تربة تنقصها المواد الغذائية بعض الشىء . ومن المحتمل أن جميع الأراضى حتى تلك الزراعية عالية الخصوبة بها نقص لبعض المواد الغذائية ، مما يجعل الميكوريزا الخارجية حتمية لمعظم نباتات أراضى الأشجار أو الغابات (Herley, 1969) .



شكل (١٣٣) : حدوث نمو تشجيعى فى بادرة صنوبر أسست علاقة ميكوريزا خارجية مع الفطر *Pisolithus tinctorius* .

وتؤثر العوامل البيئية على تأسيس علاقة الميكوريزا الخارجية . وعموما ، يلائم تكوين الميكوريزا الخارجية نقص الأيونات الغير عضوية ، خاصة النيتروجين والفوسفور . فالميكوريزا الخارجية يكثر انتشارها فى الأراضى المحتوية على كميات بسيطة من النيتروجين والفوسفور ، كما أن الزيادة فيها يمكن أن تختزل أو تمنع تكوين الميكوريزا الخارجية . وأكثر من ذلك ، تستطيع زيادة تركيز النيتروجين أو الفوسفور تحويل الجذر الميكوريزى الخارجى إلى جذر لا ميكوريزى الشكل . وتلعب شدة الأضاءة دورا هاما فى تكوين الميكوريزا الخارجية ، والتى يناسبها عموما شدة الإضاءة العالية ولا تتكون عند شدة الإضاءة المنخفضة . ومعظم المعلومات المذكورة عاليا أخذت من دراسات المعمل والصوبة (المحميات الزراعية) ، ولكن دراسات أراضى الأشجار الخشبية والخوخ تشير أيضا إلى أن العدد الأكبر من الميكوريزا الخارجية تحدث على أشجار الخوخ النامية فى المساحات المفتوحة والتى تسود فيها شدة الإضاءة العالية وفى الأراضى التى تعانى نقصا غذائيا . والطريقة التى تحدث بها ملائمة تكوين الميكوريزا الخارجية بواسطة نقص المواد الغذائية وارتفا ع شدة الأضاءة غير مفهومة جيدا ، حيث أن عددا من العوامل المعقدة والمتداخلة يمكن أن تتغير بواسطة هذه الظروف . وهذه تشمل التأثيرات على نمو الجذر والذى بالتالى تؤثر على عدد الميكوريزا الخارجية المتكونة ، نرع وكمية الإفرازات الخارجية المنتجة بواسطة الجذر ، ومستويات بعض المركبات الذائبة مثل السكريات أو الأوكسينات داخل خلايا النبات (Harley, 1969) . وتأثيرات الضوء على تركيز الأوكسين يعتقد أنها هامة بصورة خاصة (Slankis, 1971) .

الميكوريزا الداخلية Endomycorrhizae

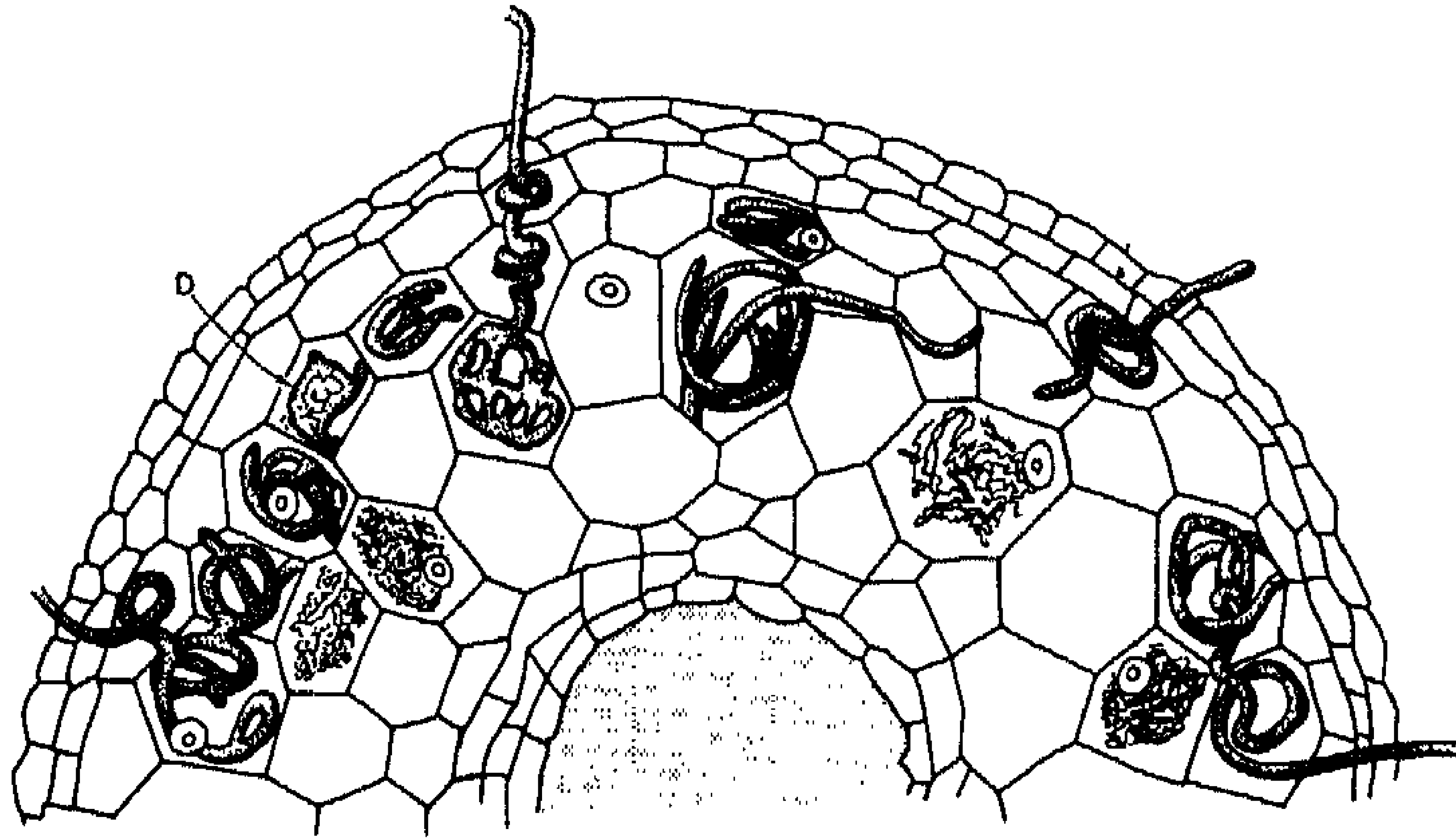
تتفق الميكوريزا الداخلية مع تلك الخارجية بإستثناء الغياب العام للغمد الخارجي ووجود بدلا منه هيفات داخلية فى الجذر . والحقيقة أن أى غازى غير ممرض للجذر يتفق مع هذا الوصف . وكما أستخلص Harley (1969) ، سيكون من غير الطبيعى أن تجد جذرا خاليا من الفطريات في التربة عن أن تجد جذورا بها فطريات داخلية . وعند غياب ملامح مميزة واضحة للميكوريزا الداخلية وعند غياب أضرار واضحة للعائل ، فإن الميكوريزا الداخلية قد يكون لها تأثيرات قليلة أو يكون لها الأفضلية الأختيارية لغزو النبات تحت ظروف بيئية معينة .

ويمكن تقسيم الميكوريزا الداخلية إلى طرازين رئيسين : (١) ذات الفطريات المقسمة ، (٢) وذات الفطريات غير المقسمة (Harely, 1969) .

الفطريات المقسمة Septate Fungi : الكثير من الفطريات المقسمة فطريات بازيدية تحمل كلابات أو أفراد من جنس *Rhizoctonia* ، الأفراد غير المتجرثمة من الفطريات الديتيرية ذات الصفات البازيدية . والنباتات المكونة لمصاحبات مع هذه الفطريات تشمل عددا من الفصائل فى رتبة الإريكالات Ericales (خاصة الفصيلة الإريكية ، متضمنة جنسى *Rhodoendron , Vaccinum* ونبات الأبنوب الهندى *Monotropa*) وكذلك جميع أفراد الفصيلة الأوركيدية Orchidaceae وتخدم الميكوريزا الداخلية فى الأوركيد كمثال لهذا الطراز من الميكوريزا الداخلية (شكل ١٣٤) رغم أنه لا يعتبر نموذجيا لهذه المجموعة المفهومة بصورة غير كاملة .

والأوركيدات هى مجموعة متباينة من النباتات توجد فى المناطق المعتدلة والأستوائية ، متضمنة كلا الشكلين الأرضى والمتسلق . وتنتج الأوركيدات أعدادا

كبيرة جدا من بذور دقيقة فى كل كبسولة ، تصل أحيانا إلى عدة ملايين ، وتحتوى البذور على جنين صغير جداً ومخزون صغير جدا من الغذاء يستهلك بعد الانقسامات الأولى للجنين . وبعد استهلاك المخزون الغذائى فى البذرة وقبل أن يصبح النبات ذاتى التغذية كلية ، تظهر الأوركيدات كلها حقيقة كمتكافلات . ويختلف طول المدة التكافلية من أشهر قليلة إلى أعوام إلى كل عمرها فى حالة بعض الأوركيدات الغير محتوية على الكلوروفيل . وقبل فترة التكافل ، يتم غزو بذور الأوركيدات تحت الظروف الطبيعية – بواسطة هيفات فطر بازيدى أو أنواع



شكل (١٣٤) : قطاع عرضى فى نبات أوركيد به ميكوريزا داخلية يوضح الاختراق الفطرى والهضم داخل الخلايا (D) .

من *Rhizoctonia* التى يكون ميكوريزا داخلية مع الجذور النامية أو أعضاء الامتصاص الأخرى . والفطريات تنمو بين الخلايا ، مكونة هيفات ملتفة داخل الخلايا .

وتكوين الميكوريزا الداخلية إجبارى للأوركيدات تحت ظروف حدوثها الطبيعية . وعند غياب الغزو الفطرى ، تفشل الأوركيدات فى النمو إلا إذا مدت بمصدر خارجى من مركبات الكربون العضوية وأحيانا الفيتامينات . والفطر يمد نبات الأوركيد بالكربوهيدرات ويحتمل نواتج أيض مساعدة أخرى مثل الفيتامينات ، ولهذا فالحقيقة تقول أن الأوركيدات تتطفل على الفطريات . وبخلاف تلك الفطريات التى تكون ميكوريزا خارجية التغذية ، فإن فطريات الأوركيد يمكنها استهلاك الكربوهيدرات المعقدة ، غالبا متضمنة اللجنين ، البكتين ، والسليلوز . وتهضم هيفات الفطر المواد العضوية فى الوسط المحيط (إما التربة أو الشجرة المدعمة ، فى حالة المتسلقات) ، وتمثل هذه المواد الغذائية لتدعم نموها ولتنتج جلوكوز ، ريبوز ، وكربوهيدرات بسيطة أخرى . وتنتقل الكربوهيدرات والمواد الغذائية الأخرى داخل الهيفات وفى النهاية تتحرر داخل العائل الأوركيدى . ويتم التحرر جزئيا بهضم العائل لبعض الالتفافات بداخل الخلايا ، عن طريق انتفاخ الالتفافات ثم تحطيمها . وبالإضافة ، فإنه يتضح أن نواتج الأيض تمر خلال الأغشية الهيفية إلى داخل خلايا العائل دون هضم الفطر . ورغم أن الانسياب الأعظم للمواد الغذائية يتجه من الفطر إلى الأوركيد. فمن المهم أن نتذكر أن الفطر أيضا يشتق موادا غذائية من الأوركيد . وأحيانا تعتمد الفطريات على الأوركيد كمصدر للأحماض الأمينية أو الفيتامينات الخارجية ، مثل الثيامين أو ربما أحد أجزاء الثيامين . وعلى أى حال ، تشير

التجارب التى أستخدم فيها الكربون المشع أن الكربون لا ينتقل من الأوركيد إلى الفطر (Arditti, 1979) .

والأهمية الأولى لعملية الهضم يبدو أنها للتحكم فى درجة غزو الفطر ولمنعه من التطفل على البادرات . والغزو الشديد بواسطة فطر ذو قوة مرضية خاصة يؤدى إلى التطفل الكامل ثم القتل للنبات العائل . وبالعكس ، إذا كانت بادرة الأوركيد ذات نشاط قوى فى هضم الفطر فلن تقوم علاقة ميكوريزية داخلية ، فتؤدى ثانية إلى قتل النبات العائل . وعليه توجد ميكانيكية مقاومة إضافية وهى تكوين ثلاث مواد على الأقل مضادة للفطر والتى تنتج بواسطة بعض الأوركيدات كاستجابة للغزو الفطرى . وتشمل هذه المضادات الفطرية أوركينول orchinol ، وهو مركب فنيولى ذو وزن جزيئى عالى ، ينبط نمو الفطر .

وتختلف الفطريات المكونة للميكوريزا الداخلية فى الأوركيد عن فطريات الميكوريزا الخارجية فى عدة نقاط هامة . ففطريات الأوركيد واسعة الأانتشار وذات قدرة بقاء ترممية عالية بعيدا عن الأوركيدات . والتخصصية لتكوين الميكوريزا مع الأوركيدات منخفضة ، وبعض هذه الفطريات طفيليات نباتية ذات قوة مرضية . فعلى سبيل المثال ، كانت بعض السلالات الممرضة للفطر *Rhizoctonia solani* والمعزولة من القمح ، القنبيط ، والطماطم ذات قدرة على تكوين ميكوريزا داخلية مع أحد الأوركيدات (Downie, 1957) .

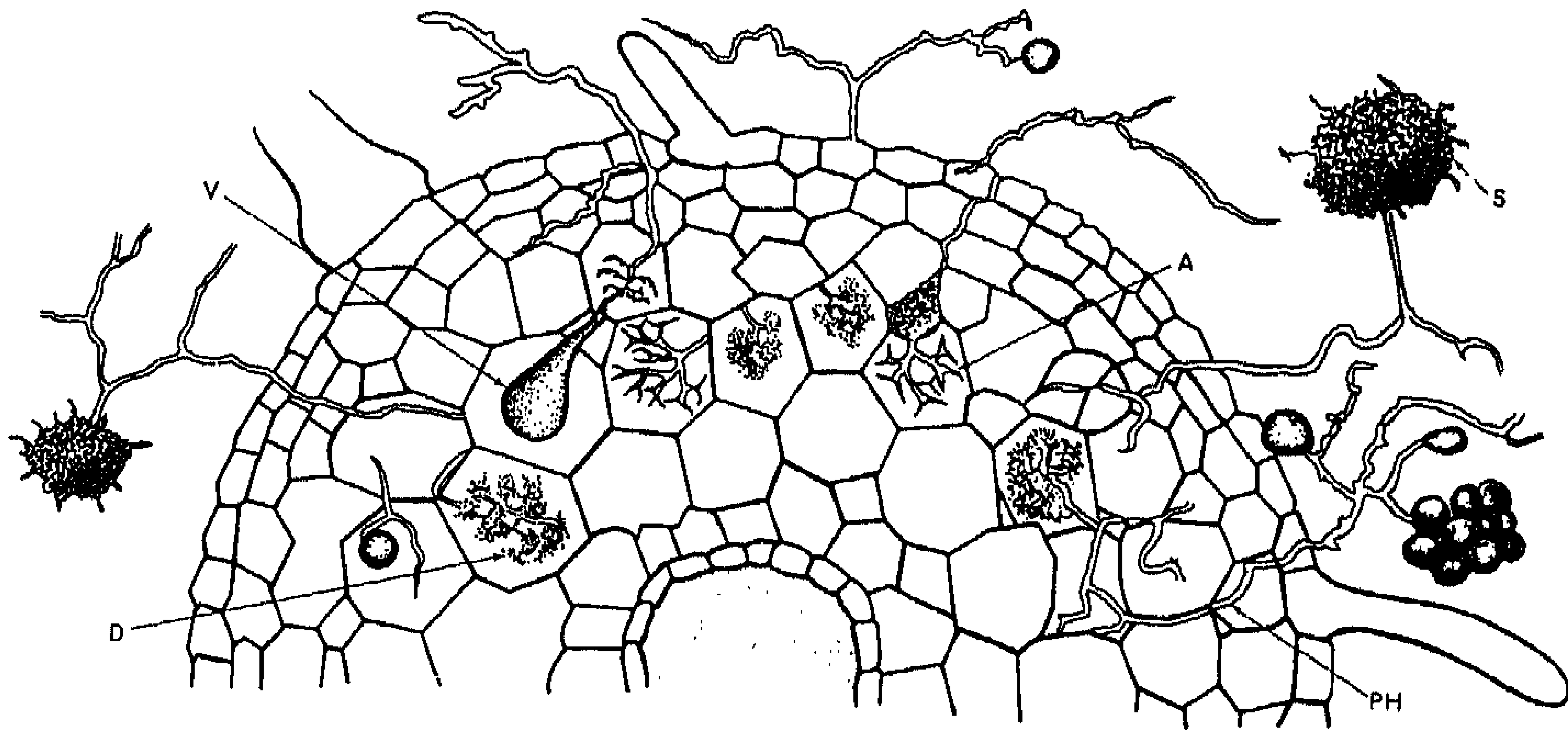
الفطريات غير المقسمة Nonseptate Fungi : تمثلت الفطريات غير المقسمة فى الميكوريزا الداخلية بكثرة فى السرخسيات من العصر الجليدى والأحقاب التالية . وهى تحدث فى أجناس عديدة من عاريات البذور ، غالبية كاسيات

البـذور ، وتكثـر فى النبـاتات العـشـبـيـة النامـيـة فـى الأراضى المنزرعـة وعلى الحشـائش . وكثير من النباتات التى تحدث بها الميكوريزا الداخلية ذات أهمية تجـارية : فـهى تشمل البقـوليـات ، عشـب الحدائق ، الطمـاطم ، التـفـاحيـات ، الفراولة ، الخـوخيات ، القهوة . وفـوق كل ذلك ، هذه الميكوريزا الداخلية الخاصة أكثر شيوعا من طرز الميكوريزا الأخرى وتحدث بصفة عامة وغالبا على النباتات التى تفـتـقـر إلى الطرز الأخـرى ، مـتـضـمنة بعض أشـجـار الغابات . وبـعكس الميكوريزا الخارجية ، فإن الشكل الظاهرى للجذور يبقى بالضرورة دون تغير رغم أنها أحيانا تبدو أغمق ، أسمك قليلا ، سهلة الكسر .

وهـذه الفطريات هـى أفـــراد من جنس *Endogene* أو أفـراد وثيـقـة القـرابة بالفصيلة الإندوجينيـة . وكانت مـحاولات عزل الفطريات وتنميها فى مزرعة نقية غيـر ناجـحـة ، ولهـذا السـبب فلم تجـر دراسـات على الاحـتـيـاجـات الغـذائيـة أو خصـائص الفطر الأخرى فى غياب الجذور . فتكوين الميكوريزا الداخلية حتمى بالضرورة لهذه الفطريات .

وتنمو فطريات الميكوريزا الداخلية كشرائط مستقلة أو كتل مفككة فوق الجذور وتمتد إلى داخل التربة . وبعكس الميكوريزا الخارجية ، فهى لا تكون مطلقا غمدا فطريا مـحددا (شكل ١٣٥) . وتخـتـرق الفطريات خلايا العـائل بتكوين أنزيمات سليلوزيـة تهـضـم أجـزاءاً قليلة من جـدر الخـلايا . ويكون الفطر مـحـدودا فى الشـعيرات الجذرية أو خلايا البشرة الأخرى ولكنه أيضا يمكن أن يخـترق خـلايا القشـرة . وداخل الخـلايا ، ينتج التفـافات هيفية ، انتفاخـات كروية أو بيضـاوية متضـخـمة ، وحزمـا من هيفـات تنتـهى بتفـرع ثنـائى الشـعبة (الأربسكيولات) . وبســبب الحــدوث المنتظم للانتــفــاخــات والأربسكيــولات ، فــقــد أطلق على هذه

الميكوريزا الداخلية مصطلح الطراز الأنتفاخى الأربسكيولى - vesicular arbuscular type . ورغم أن وظيفة هذه الانتفاخات غير معروفة ، فقد أقترح أنها تؤدى وظيفة أعضاء تخزين ويمكن أيضا أن تقوم بوظيفة التراكيب التكاثرية تحت الظروف المعاكسة (Mosse, 1973) . ويمكن أن تتكون الانتفاخات بين الهيفات خارج الجذر كما تتكون بداخله . والطبيعة المتفرعة للأربسكيولات تزيد مساحة السطح الذى يكون على أتصال مباشر مع سيتوبلازم العائل . وقد أتفق عموما أن انتقال المعادن من الفطر إلى العائل وانتقال الكربوهيدرات من العائل



شكل (١٣٥) : قطاع عرضى لميكوريزا داخلية لفطر غير مقسم . لاحظ الهيفات المخترقة (PH) ، الانتفاخات المتفرعة (A) ، الانتفاخات الكروية (V) ، هضم الممصات بواسطة النبات (D) ، والثمار الجرثومية الخارجية (S) مع الجراثيم .

إلى الفطر يحتمل حدوثهما كثيرا عبر الأغشية البلازمية للأربسكيولات . وتتحطم الأربسكيولات عندما تصبح مسنة ، حيث تطلق أيضا موادا غذائية إلى داخل خلية العائل (Tinker, 1957) . وكما هو الحال فى الميكوريزا الخارجية ، فإن الميكوريزا الداخلية يناسبها عموما شدة إضاءة عالية وأراضى منخفضة الخصوبة .

والعلاقات المتداخلة لهذه الفطريات مع نباتاتها العائلة يحتمل أن تكون هامة لتقدير صحة النبات العائل (Mosse, 1973; Tinker, 1975) . وتتباين النباتات العائلة كثيرا فى hستجابتها لفطريات الميكوريزا الداخلية ؛ ويرجع هذا التباين جزئيا إلى الشكل الظاهرى للمجموع الجذرى والظروف المختلفة للتربة . ففى الأراضى الفقيرة أو فى الجذور المسنة ، يكون الغزو أكثر درجات عنه فى الأراضى الخصبة أو الجذور الأحدث عمرا . وكميات بسيطة من المواد الغذائية (خاصة النيتروجين) تكون مطلوبة لتكوين الميكوريزا الداخلية ولكن الكميات الأكبر لن تناسب تكوينها بل تؤدى إلى فشل المصاحبة . ويمكن تحسين نمو أنواع نباتية عديدة فى الأراضى الفقيرة بإضافة جراثيم فطر ميكوريزا داخلية إلى التربة وتشجيع نمو الميكوريزا الداخلية بإضافة كميات بسيطة من المواد الغذائية . ويعزى تحسن النمو فى أغلب الأحوال إلى زيادة امتصاص الفوسفات . فإذا أضيف فوسفات مشع إلى التربة ، فإن مسار الامتصاص يكون خلال الفطر إلى داخل الجذر وفى نهاية المطاف إلى المجموع الخضرى . ومستويات الفوسفات تكون أعلى بكثير فى النباتات الميكوريزية عن تلك التى بدون ميكوريزا داخلية . وعموما ، تمكن فطريات الميكوريزا الداخلية النبات العائل من النمو فى تربة تعانى نقص الفوسفات لأن الفطر يستطيع تجميع الفوسفات عندما

يوجد بتركيزات منخفضة ولا يكون متاحا عمليا للجذور اللاميكوريزية داخليا . وإذا كان الفوسفات كافيا أو زائد الإمداد ، فلن تحسّن العدوى بفطريات الميكوريزا الداخلية نمو النبات القوى بالفعل بل قد تؤدى إلى نقص النمو ، ربما بسبب المنافسة على الكربوهيدرات . وتحت ظروف محددة ، يؤدى تكوين الميكوريزا الداخلية أيضا إلى زيادة امتصاص عناصر أخرى ، متضمنة البوتاسيوم ، الحديد ، النحاس ، الكالسيوم ، والزنك . والجذور داخلية الميكوريزا ذات كفاءة أعلى فى امتصاص الماء ويمكنها أن تقاوم ظروف المستويات المنخفضة من الرطوبة المتاحة أفضل من الجذور اللاميكوريزية . فعلى سبيل المثال ، فهى تشفى من الذبول بصورة أفضل من النباتات اللاميكوريزية كما أنها تقاوم صدمة نقل النبات (الشتل) بصورة أفضل .

الفطريات كمتكافلات مع الحشرات Fungi as insect Symbionts

يوجد عدد من الفطريات له علاقة تكافلية مع الحشرات . والمتكافلات الحشرية يمكن أن تكون إما متكافلات داخلية endosymbionts ، حيث توجد داخل الحشرة ، أو متكافلات خارجية ، حيث تحدث خارجيا على الحشرة .

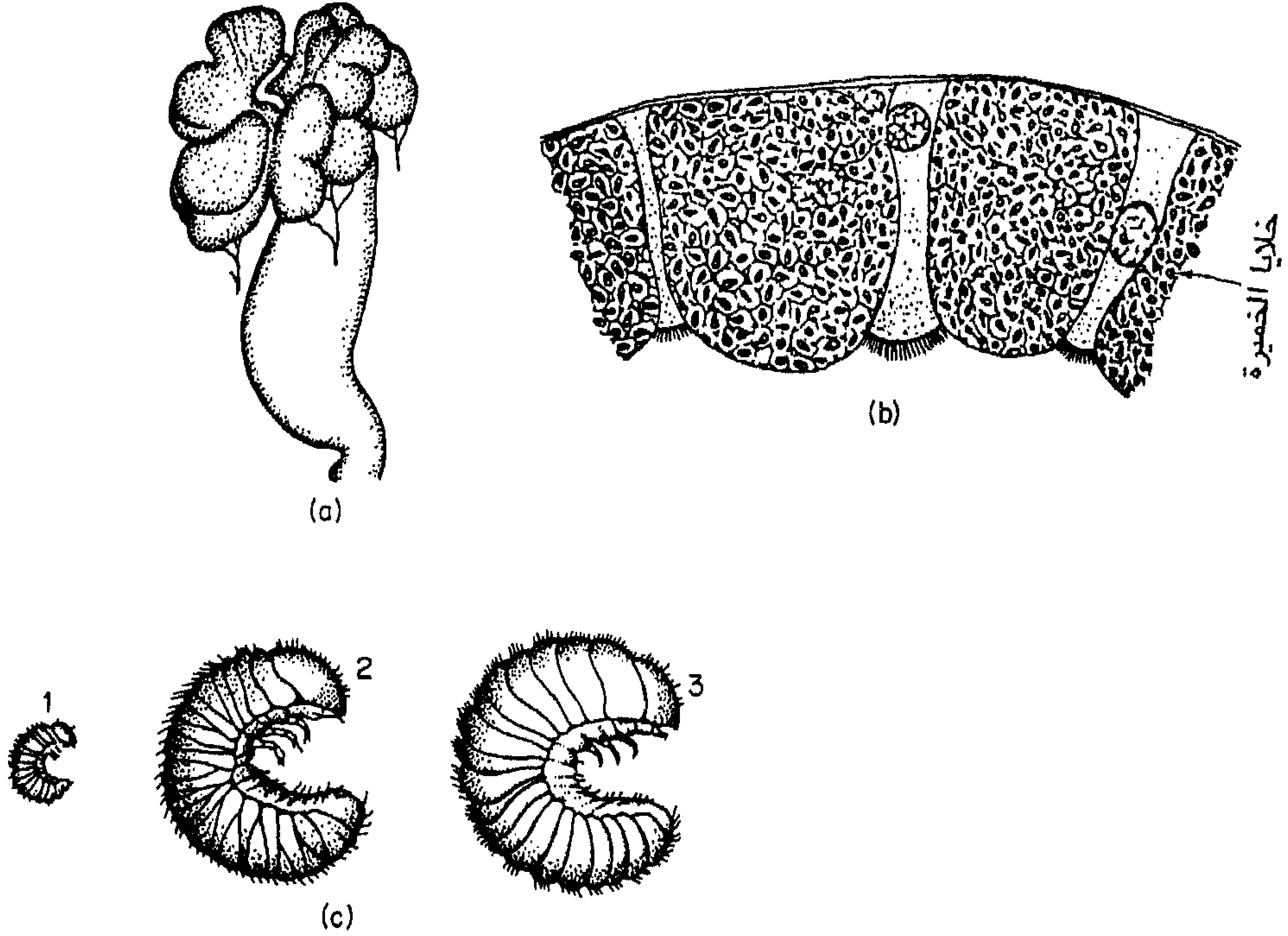
المتكافلات الداخلية Endosymbionts

تماثل المتكافلات الداخلية للحشرات الفلورا الموجودة فى أمعاء الإنسان . وتشمل هذه المتكافلات الداخلية أنواعا عديدة من البكتريا وبعض الخمائر (بصفة دائمة أنواعا من *Candida* وكذلك أنواعا من *Taphrina* ، *Torulopsis*) التى توجد بصفة منتظمة فى القناة الهضمية ، الأجسام الدهنية ، قنوات ملبيجى ، أو الأعضاء الداخلية الأخرى لبعض الحشرات . والمتكافلات الداخلية شائعة بصفة

خاصة فى الحشرات التى تعيش على غذاء محدد مثل الخشب ، الحبوب ، أو الدوبال . وهذه المواد غنية فى السليلوز ولكنها فقيرة النيتروجين وتنقصها الڤيتامينات .

ويمكن أن تقطن المتكافلات الداخلية فى جيوب خاصة فى القناة الهضمية أو فى خلايا متحورة (شكل ١٣٦) . ويمكن للمتكافلات الداخلية أن تنتقل إلى صغار الحشرات بعدة طرق ، متضمنة التالى : (١) قد تمتص الحشرة الصغيرة أو تلعق قطرات تحتوى على المتكافل الداخلى يكون مصدرها جسم الأم (٢) يلتصق البيض مع مادة تحتوى البكتريا أو الخميرة فى مساره خلال آلة وضع البيض ، وتستهلك الصغار أجزاء الصدفة أثناء الفقس ؛ أو يحتمل أن يكون المتكافل الداخلى موجودا داخل البيضة وبذلك يكون موجودا داخل الجنين النامى .

وتمد المتكافلات الداخلية الحشرة ببيئة مناسبة وثابتة تقريبا كما تمدها بغذاء غنى . ومن الدراسات عن الأحتياجات الغذائية لحشرات خالية من المتكافل ، وجد أن هذه المتكافلات الداخلية المدروسة تنتج ڤيتامينات (خاصة ڤيتامينات B) وبعض الأحماض الأمينية التى يحتاجها العائل لكى ينمو ويكبر طبيعيا ، وفى بعض الحالات ، ليظل حيا . وفى بعض التجارب ، عاشت الحشرات الخالية من المتكافل إذا مدت بأحماض أمينية وحدها ولكن ليس بالڤيتامينات وحدها ، مما يؤدى إلى الاقتراح بأن الاعتماد على الأحماض الأمينبة كمصدر للنيتروجين يحتمل أن يكون أكبر من الاعتماد على الفيتامينات .



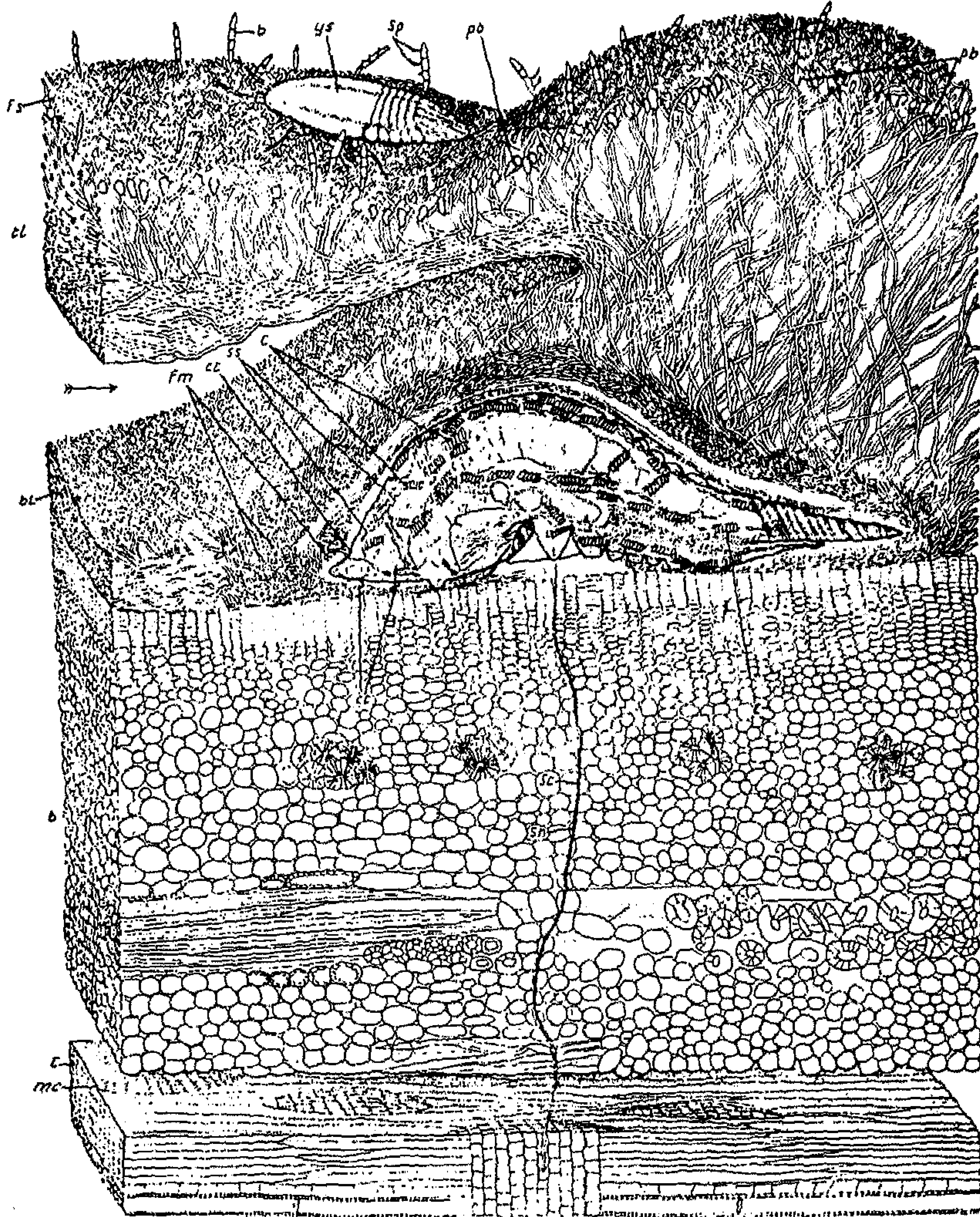
شكل (١٣٦) : التكافل الداخلى لخنفس بواسطة خميرة : (a) كيس مقلوب للخارج تقطنها الخميرة فى القناة الوسطى ليرقة ؛ (b) جدار الكيس المقلوب للخارج ؛ (c) تأثيرا لخميرة المتكافلة على نمو اليرقات اليسار ، يرقة صغيرة بصورة غير طبيعية حيث أزيل المتكافل . الوسط ، يرقة أزيلت منها الخميرة ولكن اليرقة غزيت على غذاء به امداد خميرة . اليمين ، يرقة طبيعية ، تحتوى المتكافل الخميرى .

المتكافلات الخارجية Ectosymbionts

سبتوبازيديــــوم *Septomasidium*

يكثر وجود *Septobasidium* – أحد أفراد تحت طائفة الفطريات البازيدية المجزأة – فى المناطق الاستوائية ، تحت الاستوائية ، وجنوب شرق الولايات المتحدة . يكون هذا الفطر مستعمرات غير منتظمة ، مسطحة ، وغير مقلوبة والتى تلتصق بقوة بأوراق الأشجار الحية . ويحتمل أن تكون المستعمرات غير واضحة (فقط عدة ملليمترات فى قطرها) أو قد تغطى الجانب السفلى للأفرع كلية . والمستعمرات أيضا قد تكون جافة قشرية أو إسفنجية ويتراوح لونها من الأبيض إلى ظلال مختلفة من البنى أو الأسود . وتتطفل بعض أنواع *Septobasidium* مباشرة على الشجرة ، مسببة تضخما فى النسيج . ومع ذلك ، فغالبية الأنواع تتقاسم علاقة تكافلية مع الحشرات القشرية .

وتحتل الحشرات القشرية غرفا داخل الطبقات الوسطى من مستعمرة الفطر . هذه الغرف تكون أكبر قليلا فقط من الحشرة ، وتوجد أنفاق عديدة تصل الغرف ببعضها . وفوق هذا الخضم ، توجد حصيرة فطرية كثيفة ، حيث تتكون عليها الطبقة الخصيبة (شكل ١٣٧) . وبعض الحشرات يتم التطفل عليها بالفطر *Septobasidium* ، ويكون الفطر ممصات عديدة ملتفة أو معقودة داخل غمدها ؛ وتمتد هيفات عديدة من الحشرة إلى أنسجة المستعمرة الفطرية . وتحتل هذه الأفراد المتطفل عليها غرفة ، حيث تكون متصلة بالنبات بواسطة جهاز الأمتصاص . وبذلك تغذى العصارة النباتية الحشرة مباشرة والفطر بصورة غير مباشرة . والحشرات المتطفل عليها أصغر بكثير من الأفراد الغير مصابة كما



شكل (١٣٧) : مقطع مار خلال جزء من مستعمرة الفطر *Septobasidium* وحشرة قشرية ذات جهاز امتصاص يمتد إلى الأشعة النخاعية للخشب . مفتاح ، بادئا من أعلى : b ، وعاء بازيدى ؛ ys ، حشرة صغيرة ؛ sp ، جراثيم بازيدية ؛ pb ، وعاء بازيدى أولى ؛ fs ، السطح الثمرى للفطر ؛ tl ، الطبقة العليا للفطر ؛ bl ، الطبقة السفلى للفطر ؛ fm ، حصيرة فطرية ؛ ct ، خط اتصال حصيرة الفطر مع الحشرة ؛ ss ، خيوط فطرية مغزلية الشكل فى الحشرة ؛ c ، ممصات ملتفة داخل الحشرة ؛ ، رمح الحشرة ؛ sh ، غمد مفرز حول الرمح ؛ b ، قلف الشجرة ؛ c ، كامبيوم الشجرة ؛ mc ، شعاع نخاعى فى الشجرة .

أنها لا تستطيع التكاثر عادة . وكثير من الحشرات داخل المستعمرة لا يتم التطفل عليها ، وغالبا تكون فى نطاق خارجى عن تلك المتطفل عليها . ومستعمرة الفطر تعبر الشتاء بهذه الطريقة .

يتجدد نمو المستعمرة فى الربيع ، وتنمو المستعمرة ملليمترات قليلة فقط سنويا . و تكون بعض الأنواع طبقة جديدة من الميسليوم فوق الطبقة القديمة . وبتجديد نمو المستعمرة يغطى الفطر الحشرة ، وتضع الإناث نسلها بينما تنبت الأوعية البازيدية الأولية للفطر لتكون الأوعية البازيدية والجراثيم البازيدية . تتبرعم الجراثيم البازيدية بعد ذلك بطريقة تشبه الخميرة . يتجول نسل الحشرة الجديد فى المنطقة ، وإذا وصلت إلى سطح مستعمرة الفطر ، فإنها ستحمل براعم الفطر التى تلتصق بسطحها . تنبت هذه البراعم وتخترق سطح الحشرة القشرية ، مصيبا بذلك هذه الأفراد . والحشرات الصغيرة الموجودة تحت نفس المستعمرة الأم ، تتجول خارجيا وتستقر تحت مستعمرة فطرية أخرى أو تتجول خارجة وتستقر على قلف الشجرة فى مكان لا يوجد به نمو فطرى . وهذه الأفراد الأخيرة تنشىء مستعمرات جديدة .

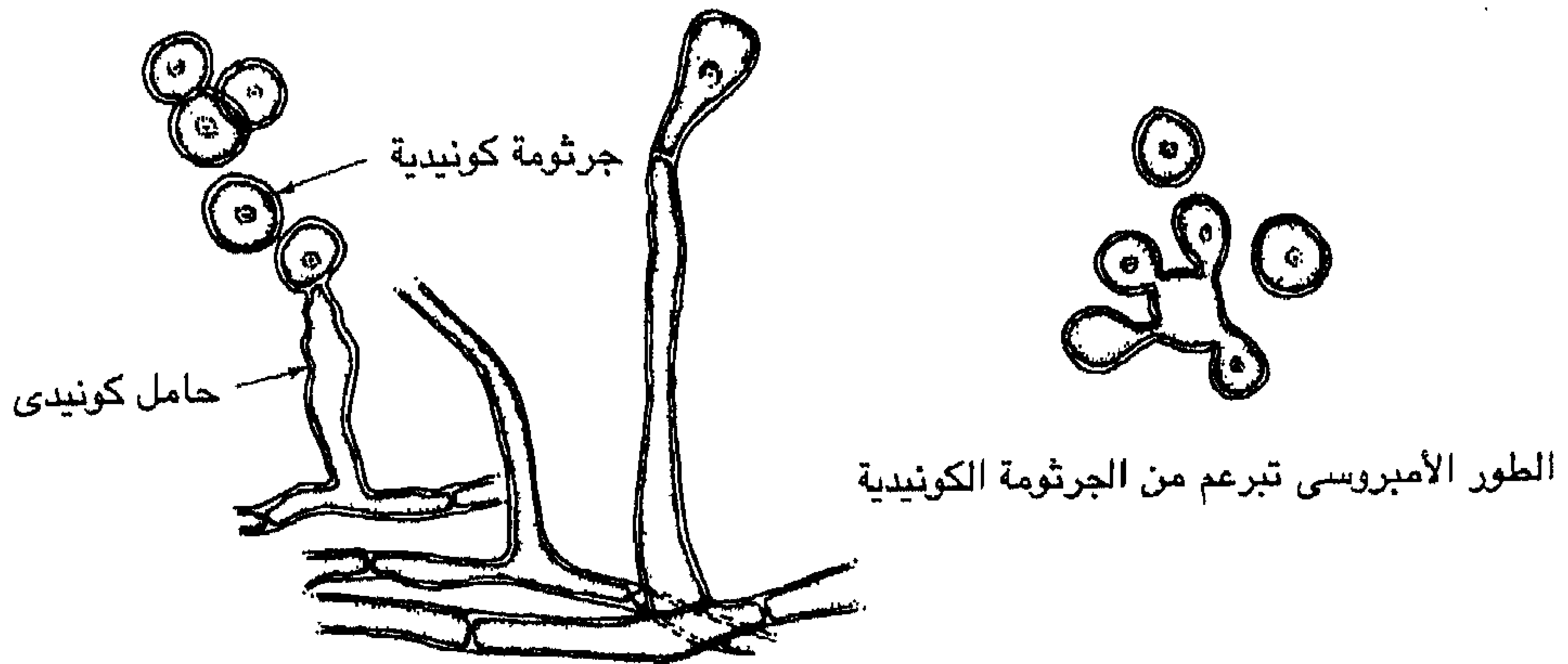
وأنواع *Septobasidium* التى تتطفل على الحشرات تكون غير قادرة على النمو دون الاعتماد على الحشرات فى الطبيعة ، وتتوقف كمية نمو الفطر التى تحدث مباشرة على عدد الحشرات المتطفل عليها . وإضافة إلى الاعتماد على الحشرات للغذاء ، فإن الفطر يعتمد على هذه العلاقة لنشر جراثيمه .

ورغم أن الحشرات القشرية تستطيع النمو فى غياب الفطر فى الطبيعة ، فإن حدوث أفراد حشرية تعيش حرة نادر جدا للحشرات . فالحياة مكلفة جداً حرة المعيشة حيث أنها تتعرض لموجات الحر والبرد التى تحميها منها مستعمرة الفطر

. كما أنها عرضة لأن تؤكل بواسطة الطيور أو أن تهاجمها أعداؤها الأكثر فتكا بها ، مثل تلك الزنابير التى تضع بيضها داخل جسم الحشرات القشرية . فبالرغم من أن بعض الحشرات يتطفل عليها وربما تقتل بواسطة الفطر ، فإن غالبية الحشرات تستفيد من هذه العلاقة الوقائية .

فطريات أمبروسيا Ambrosia Fungi

تقطن بعض الخنافس الخشب ، مكونة أنفاقا فى الخشب الرخو للأشجار المريضة أو الكتل الخشبية الساقطة . وتتكون هذه الأنفاق من مدخل ذو ممر من الخارج ، ثم تتسع إلى عدد من الغرف الشبيهة بالكهوف أو الممرات الطويلة حيث يوضع فيها البيض وتنمو اليرقات . والأنفاق ، الغرف ، والممرات تكون جميعها مبطنة بنمو وسادى الشكل لفطريات أمبروسيا (شكل ١٣٨) ، الذى يعتبر المصدر الوحيد عادة ليرقات الخنافس والهام أيضا فى غذاء البالغين ، الذين يتغذون على الخشب . وهذه العلاقة التكافلية بين الخنفس والفطر عالية التخصص ، حيث

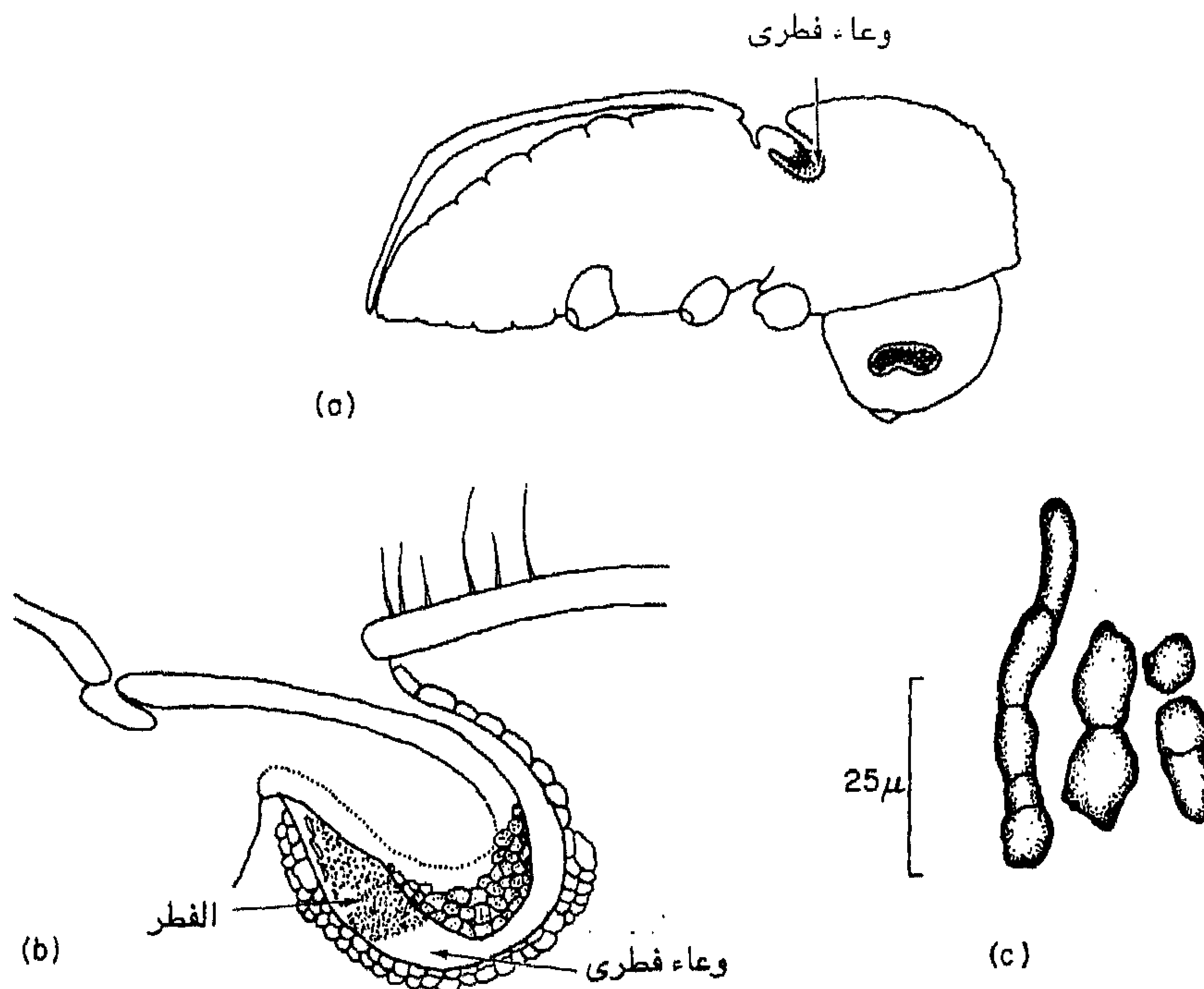


شكل (١٣٨) : فطر أمبروسيا ، *Ambrosiella canadensis* . × ٩٠٠ .

تحدث فقط بين نوع محدد من الخنفس أو الفطر . ولم توجد فطريات أمبروسيا ولا الخنافس أيهما دون الآخر فى الطبيعة .

وقد شوهدت فطريات أمبروسيا أصلا كقشور تشبه الملح تبطن قنوات الخنفس وقد أعتبرت أنها إفرازات عصارية جافة (الأمبروسيا "the "ambrosia) . ومؤخرا وجدت الفطريات فى الأنفاق ولكنه أعتقد أنها غازيات أتت لتتغذى على الأمبروسيا وأخذت إسم فطريات أمبروسيا . وفطريات أمبروسيا هى أفراد خيطية من الفطريات النصفأإسكية (خاصة جنسى *Endomycopsis*، *Ascoidea*) وأفراد من الفطريات الديتيرية (خاصة جنسى *Monilia* , *Ambrosiella*). تكون هذه الفطريات هيفات ذات حوامل كونيدية ، وكوتيديات ، وخلايا برعمية بشكل الخميرة التى تتبرعم من الكونيديات . والخلايا خميرية الشكل تكون الطور الأمبروسى الذى تتغذى عليه الخنافس .

تحمل الخنافس جراثيم فطر أمبروسيا معها أثناء عبورها الشتاء وأثناء هجرتها . وتخزن الجراثيم فى أنابيب خاصة أو جيوب (الأوعية الفطرية Mycetangia) والتى تحدث فى مواضع مختلفة من الجسم بين أنواع الحشرة (شكلها ١٣٩) . وتحدث الأوعية الفطرية فى جنس واحد من الخنفس الذى ينشىء مبنى النفق ؛ وهذا الجنس يكون الأنثى عادة التى تعد الأنفاق لوضع البيض . تنتج الأوعية الفطرية إفرازات تحمى الجراثيم رقيقة الجدر من الجفاف وتمدها بالغذاء اللازم لإنبات الجرثيم . وعندما تحفر الخنافس أنفاقا جديدة فى الربيع ، فإنها تعد خليطا من برازها وأجزاء الخشب وتهرسها على جدار النفق كمهد (سرير) للنمو الفطرى . تلقح الأسرّة بفطريات أمبروسيا خلال حدوث احتكاك مع الأوعية الفطرية . تنمو عندئذ طبقة عمادية من فطر أمبروسيا ،



شكل (١٣٩) : الوعاء الفطرى لخنفس *Anisandrus dispar* : (a) موضع الوعاء الفطرى فى الحشرة × ٣ر٧ ؛ (b) تضخم الوعاء الفطرى موضحا الخلايات الغدية المصاحبة له ، والفطر الموجود بالداخل . × ١٨٠ ؛ (c) فطر أمبروسيا أزيل من الوعاء الفطرى .

ويسود الطور الأمبروسى الشبيه بالخميرة . ويستمر الطور الأمبروسى طالما وجدت اليرقات والخنافس ، ولكن عندما تترك الخنافس النفق ، يسود الشكل الميسليومى (كما هو الحال فى مزرعة نقية) . وتميل الخنافس للإبقاء على مزرعة نقية من فطر أمبروسيا وهى قادرة على عمل ذلك عندما تكون الإنفاق حديثة . ولم تعرف الطرق التى تمنع بها الخنافس نمو فطريات غريبة ملوثة ، ولكن ربما تملك اليرقات والخنافس إفرازات تشجع نمو فطريات أمبروسيا ، والتى تكون بالتالى مضادة للفطريات الأخرى . وبصورة أخرى ، فإن التضخم الثابت

للأنفاق ، مزدوجا مع طرد النفايات ، ربما يحد من الفطريات الغريبة . وغالبا تظهر فطريات أمبروسيا ثانوية فى النفق ، ويمكن أن تتغذى الخنافس عليها (الفطر النصف أسكى *Dipodascus* هو من هذا الطراز ، نوقش فى (الفصل الرابع – الجزء الأول) . وعلى العكس من فطر أمبروسيا الأول ، لا تنقل الفطريات الثانوية فى الأوعية الفطرية ، ولا تعتمد الخنافس على وجودها . وعندما تترك الخنافس النفق ، تنمو فطريات ملوثة من طرز متنوعة بغزارة .

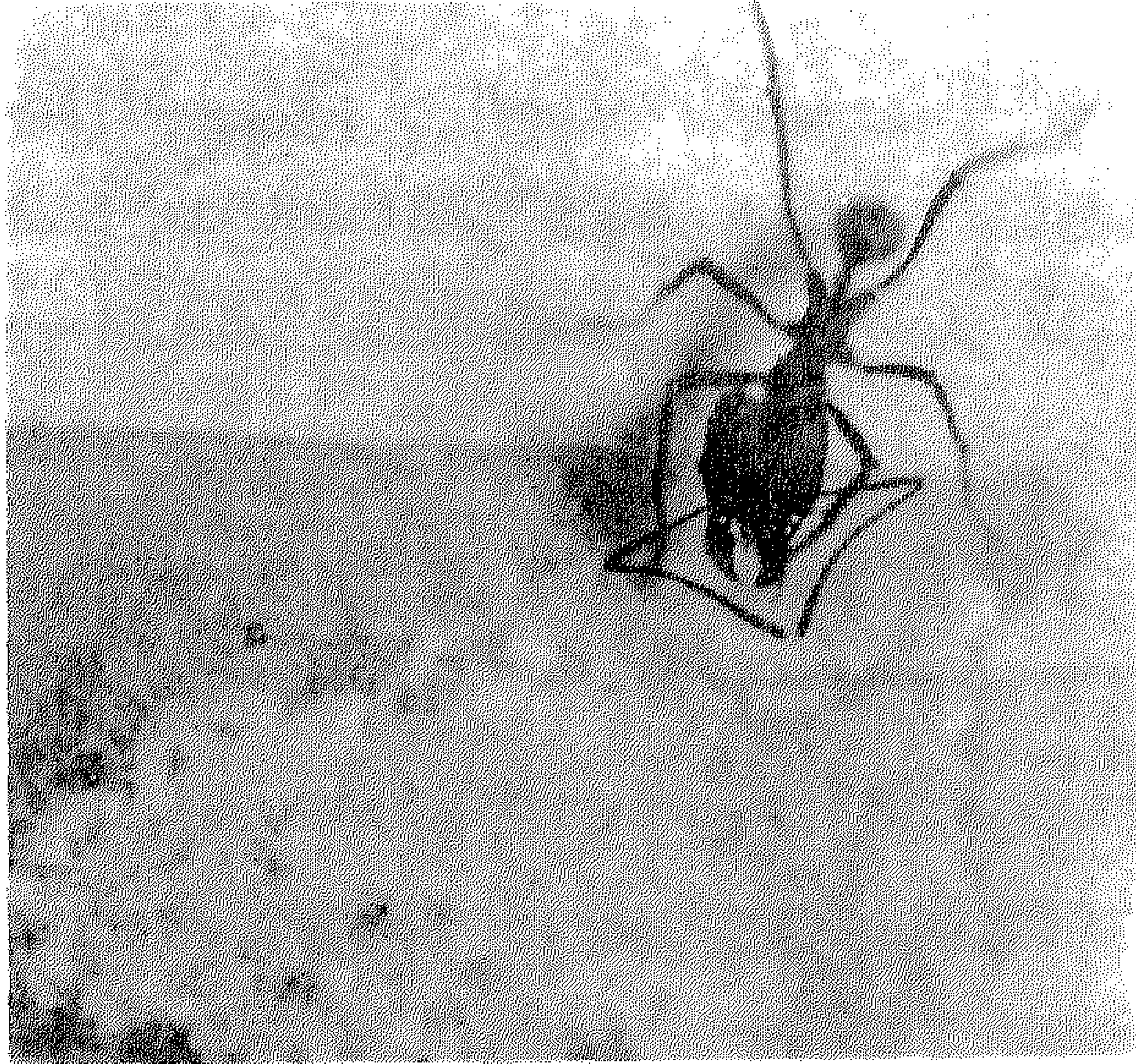
والعلاقة بين الفطر والخنافس متعادلة النفع وحتمية لكلا الشريكين . فاليرقات تعتمد فطر أمبروسيا كمصدر للغذاء والڤيتامينات ، وحتى الحشرات البالغة يمكن أن تموت جوعا فى غياب النمو الأمبروسى . ويوجد إثبات أنه على الأقل تكون بعض خنافس أمبروسيا ذات حاجة مطلقة للارجسترول المنتج بواسطة الفطريات . (Kok, 1979).

وتفضيل الغذاء الفطرى هو أن الفطر يمد بالنيتروجين العالى ، وغذاء متبقى قليل يمكن الحصول عليه بالحد الأدنى من حفر النفق حيث أن موادا غذائية تنقل لمسافة ما خلال الميسليوم . وتلك الخنافس التى تتغذى على الخشب (نيتروجين منخفض ، وغذاء ذو بقايا كثيرة) يجب أن تحفر أنفاقا كثيرة خلال الخشب للحصول على غذاء كاف . ويستفيد الفطر لأنه يحمى من الجفاف أثناء نقله فى الأوعية الفطرية ، وعدد الخلايا القابلة لتلقيح الخشب يتزايد بإفرازات الأوعية الفطرية ، كما ينتشر مباشرة إلى ويوضع على الطبقة التحتية المناسبة ، وجرح الخشب بواسطة الخنفس يهىء اختراقا سريعا بواسطة الميسليوم ، ويخدم وجود اليوريا وحمض اليوريك فى براز الخنافس كمصدر هام للنيتروجين . ومحاولات تثبيت الفطر فى النبات العائل عند غياب الخنفس لم تنجح .

الحشرات زارعة الفطر Fungus - Growing Insects

يمكن أن يزرع الفطر بواسطة النمل الأبيض والنمل ، الذى يميل لعمل حدائقة الفطرية بهمة عالية . وتعتمد هذه الحشرات على الفطريات لغذائها (شكل ١٤٠) والنمل الأبيض الزارع للفطر يسود بصفة خاصة فى أفريقيا وجنوب آسيا ، حيث أنه عادة يبنى هضبة من طين خاص يبلغ إرتفاعها إلى ستة أمتار لتغطى أعشاشها وحدائقها الفطرية (Batra and Batra, 1979) . ويشارك هذا النمل الأبيض الزارع للفطر النمل العادى فى تشابهات عديدة ، تناقش فيما يلى .

النمل الزارع للفطر Fungus - Growing Ants : ينتمى النمل الزارع للفطر إلى قبيلة "عالم جديد" من النمل "الأتينى "the Attini" ، والذى ينتشر بكثرة على القارة الأمريكية ولكنه يسود بصفة خاصة فى الغابات المطيرة فى أمريكا



شكل (١٤٠) :نملة مع فطرها الذى زرعته

الجنوبية . ويعتمد النمل والفطريات كل على الآخر لبقائة ، ولم يوجد أحدهما منفردا فى الطبيعة .

يزرع الفطر فى حدائق دائرية بدقة . وتتكون الحدائق من كتلة أسفنجية زغبية ذات لون رمادى فاتح إلى بنى عبارة عن أوراق ينمو عليها الفطر ويحتمل أن تمشط بالعسل عن طريق عدة أنفاق أو خلايا . وينمى النمل حدائقه إما فى أماكن محمية فوق الأرض مثل تحت الصخور أو فوق كتل خشبية معلقة ، أو فى أكثر الأحيان ، فى غرف داخل الأعشاش (شكل ١٤١) . ويحتمل أن تكون الغرف بشكل فوهة البركان على سطح الأرض ، أو تكون غير منتظمة أو فى هيئة تجاويف بشكل بيت مسقوف فى باطن الأرض يتصل بالخارج بواسطة أنفاق . والحديقة الفطرية الواحدة يمكن أن يتباين قطرها من ٢٠ ملليمتر إلى ٥٠ سنتيمتر . ويمكن أن يوجد عدد كبير من الغرف يصل إلى ٢٠٠٠ فى العش الواحد . ومساحة الأرض المغطاة بالعش تكون كبيرة إذا تبلغ ١١ × ١٥ مترا .

وتنتمى الفطريات المصاحبة للنمل إلى الخمائر وفى بعض الأحيان *(Tyridomyces formicarum)* ، ولكنها بإستثناء ذلك هى فطريات ميسليومية . وبينما لا تعرف ماهية الفطر فى حالات كثيرة ، إلا أنه حصل على ثمار بازيدية لفطر عيش غراب يتبع جنس *Lepiota* بواسطة زراعة الميسليوم المأخوذ من عدة أعشاش نمل (Weber, 1979) . ويكون الميسليوم حزما من هيفات مفلطحة ، التى تحدث إما فى عش النمل أو فى مزارع نقية فى غياب النمل (شكل ١٤٢) . وسائل البروتوبلازم الغنى هو الغذاء الوحيد لليرقات ، رغم أن النمل يتغذى على كل من الهيفات والإفرازات الهيفية . ويستطيع الفطر بنشاط تحليل السليلوز فى الطبقة التحتية وأن يمد النمل بالوجبات الغذائية . فأكثر من ٥٠ ٪ من الوزن

الجاف للفطر يكون متاحا كغذاء سائل (يحتوى على الكربروهيدرات الأحماض الأمينية ، البروتينات ، والدهون) (Martin *et al.*, 1969) .



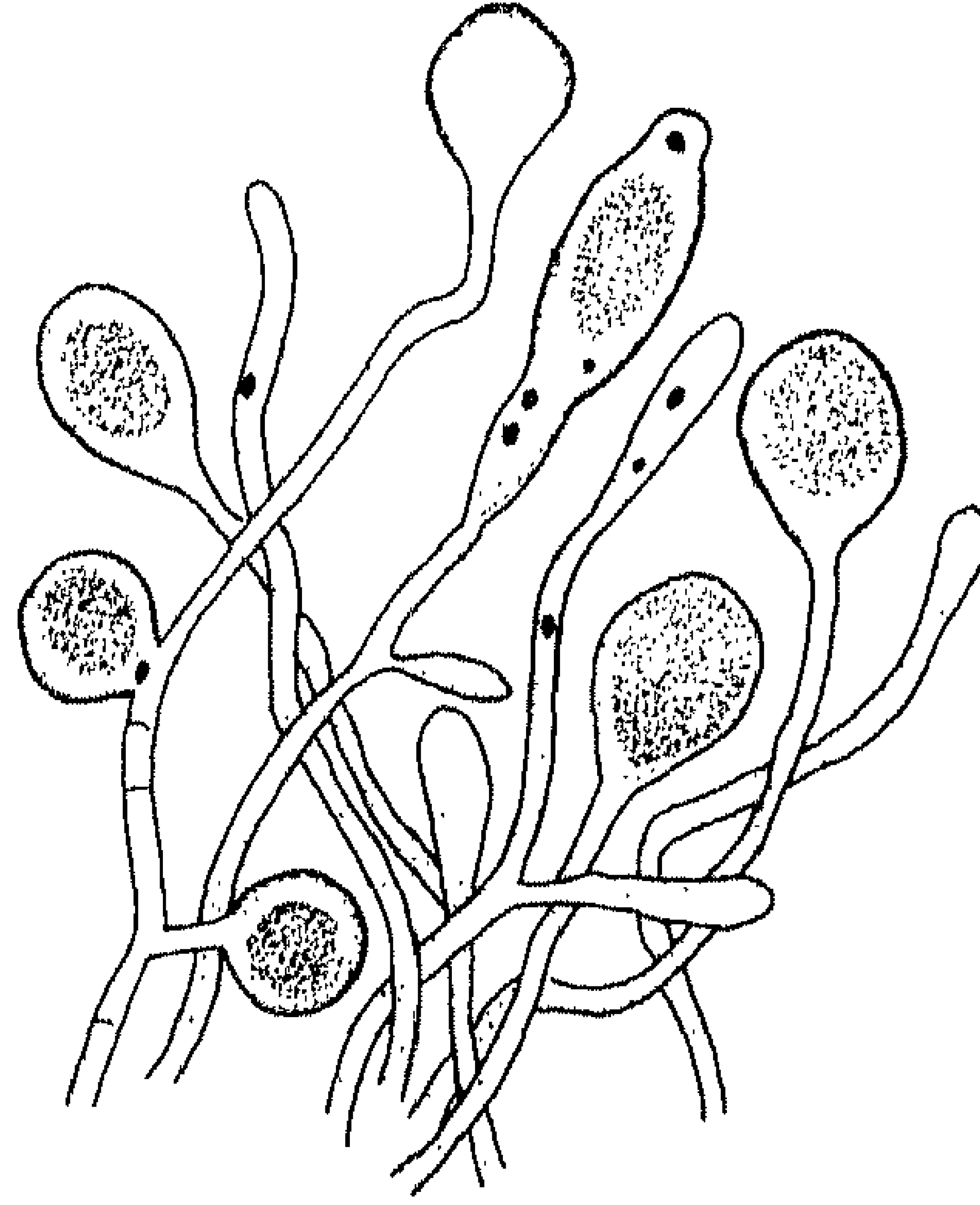
(a)



(b)

شكل (١٤١) : حديقتى فطر زرعتا بواسطة نمل : (a) قطاع فى عش صنع بواسطة *Trachymyrmex wheeleri* فى كولومبيا . قارن حجم العش مع الملقاط التى يبلغ طوله ١١٣ ملليمتر . (b) قطاع فى عش صنع بواسطة *Acromyrmex histrix* فى ڤنزويلا . توجد حديقتين فى هذا العش . قارن حجم العش مع السكين ، الذى يبلغ طوله ٢٥ سم .

ويبدأ بعض النمل زراعة حدائقه بتقطيع الأوراق ، فى حين تعتمد أجناس أخرى على المخلفات النباتية . يبحث النمل عن المواد النباتية أثناء النهار ويعود



شكل (١٤٢) : فطريات منماه بواسطة النمل . النهايات الهيفية المتضخمة قد تكون واسعة لدرجة تبلغ ٥٠ ميكرون فى القطر .

إلى العش حاملا قطعا كبيرة من أوراق الشجر . ويبقى على قطع الأوراق نظيفة بأن يحملها فوق ظهره بعيدة عن الأرض ؛ أيضا ، يمكن لنملة صغيرة أن تعتلى قطعة ورق تحملها نملة كبيرة ، وتلعق الصغيرة الورقة لتنظفها أثناء سفرها (Weber, 1972 b) . وعندما يصل النمل إلى الحديقة ، فإنه يقطع الورقة إلى قطع صغيرة (حوالى ١ - ٢ مم فى القطر) ثم يجعل هذه القطع ناعمة بأن يمضغها بفكيه . كما أنه يلعق القطع بإستمرار ثم يلقى عليها قطرات براز من الشرج . وهرس الأوراق يشجع الغزو الأولى للنسيج بالهيفات ، وإضافة البراز يهىء هذا الغزو لأن هذه القطيرات تحتوى على إنزيمات محللة البروتين (والفطريات ذاتها تفتقر إلى هذه الإنزيمات) . تحزم القطع الصغيرة من المادة النباتية فى مكان وبعد ذلك تزرع النملة الحديقة بعدة حزم من الميسليوم تنقلها

من حديقة قريبة . ويمكن أن توضع مواداً إضافية فى العش ، مثل جزيئات خشبية تسحب للداخل ثم تلقح بالفطر . وبعض النمل يجر أيضا جثة حشرة أو إفرازات حشرة إلى الحديقة . ويستمر النمل فى صب القطرات الشرجية على الحديقة الفطرية حتى بعد تأسيسه . وهذه القطرات الشرجية هى مصدر غذائى هام للفطر لأنها تحتوى على الأمونيا ونوع من الأحماض الأمينية . واستمرارية صب القطرات مطلوب لأن الفطر يستهلك بثبات المواد الغذائية الموجودة فى القطرات الشرجية (Martin and Martin, 1970) . وتراعى النملة أيضا الحديقة بأن تلمس الفطر بقرون استشعارها لتقدير حالة الفطر وبأن تلعق الهيفات . ويستطيع النمل تمييز أى فطريات غازية غير تلك التى زرعها ، فيزيل هيفات الأنواع غير المرغوبة بسحبها إلى الخارج بالفك السفلى ووضع الهيفات المستبعدة فوق بعضها فى مكان بعيد . وأى طبقات تحتية غير مستخدمة تحمل خارج العش ، ويفتح النمل أو يغلق مداخل الأنفاق لتنظيم درجة الحرارة . وبينما الحديقة باقية فى حالة جيدة ، تظهر بكتريا وخمائر – توجد طبيعيا – بمستويات منخفضة نسبيا ويبدو أنها يوقف نموها ببساطة للتنافس مع الفطر المنزرع . وإذا حدث وترك العش ، فإن هذه البكتريا ، الخمائر ، وفطريات أخرى تستشرى فى العش وتتحطم الحدائق الفطرية . ويترك النمل عشه إذا أزعج أو هاجر . وعندما يترك النمل عشه ، فإنه يحمل أجزاءا من حديقته على طول الطريق معه لتخدم كلقاح للحدائق التى سيبينها فى عشه الجديد .

الفصل الثـــامن

الفطريات والانســـــان
Fungi and Humans

ليـست الفطريات فـقط هى التى تسـتـغل الكائنات الأخـرى (كـرمـيـات ، كطفيليات ، أو كـمـتكافـلات) ولكن الكائنات الأخـرى تسـتـغل الفطريات بطرق مـختلفة . وأكثر هذه الحالات هى استخدام الفطريات كغذاء بواسطة حيوانات مختلفة . ومن المعروف أن آلاف الأنواع من الكائنات تستهلك الميسليوم الفطرى أو الثمار الجرثومية للفطريات . وكما لاحظنا فى الفصل الخامس ، تستهلك عديد من حيوانات التربة الفطريات ونخص من هذه بالذكر آكلات الفطريات مثل القواقع والسنجاب الأحمر . تهاجم القواقع الأنواع اللحمية من الفطريات البازيدية الخصبة ، متضمنة *Amanita muscaria* ، *A . phalloides* ، السامين للأنسان . ويجمع السنجاب الأحمر أعدادا كبيرة من الفطريات أواخر الخريف ويخزنها فى جذوع الأشجار ، فى أعشاش الطيور ، وعلى أفرع الأشجار التى يجفف عليها الفطريات فتخدم كإمداد غذائى له فى الشتاء (Buller, 1922) . والأنسان كذلك من آكلات الفطريات ، ولكنه أيضا يستغل الفطريات بطرق عديدة لا تشاركه فيها الكائنات الأخرى . ويختص بقية هذا الفصل بإستغلال الفطريات بواسطة الإنسان .

ومثل أشكال الحياة الأخرى كانت الفطريات موضع دهشة وتخمين . وبعض أقدم السجلات عن الفطريات هى تلك اليونانية والرومانية ، الذين أهتموا بطبيعة وأصل الفطريات . ولم يستطع بللينى تقرير ما إذا كانت الفطريات حية أو غير حية ولكنهم استخلصوا بالرغم من ذلك أنها مكونات أرضية أو نواقص لا تملك أى اتصالات حيوية بالأرض (لم يكن يعرف شىء عن الميسليوم بعد) . وساد اعتقاد عند اليونانيين (حوالى عام ٣٠٠ قبل الميلاد) أن الترافل تنشأ من الرعد ، ذلك لأن جيلا منها انساب مع محتويات الرعد ، والذى عند معاملته بالتسخين تثقب الأرض وتكونت الفطريات (Buller, 1914) . وحتى فى الوقت الحالى ، لا تزال الفطريات موضوعا غامضا ، رغم وجود إجابات بطريقة علمية بواسطة علماء الفطريات بدلا من التخمين كما كان الحال فى الماضى .

وبأسلوب مماثل ، كانت الفطريات موضوعا للفن ، الشعر ، والأدب منذ عصر اليونان والرومان القدامى. وبالعادة ، كانت الفطريات تعامل بحس كبير من الخوف ، ربما للإعتقاد بأنها "خميرة الشيطان فى الأرض" (كما عبر عن ذلك بواسطة الفيزيائى والشاعر Nicander حوالى عام ١٨٥ قبل الميلاد) ، وعرفت أنواع عديدة بأنها سامة . وعبر عن هذه الصورة فى مقطع من ترجمة لشعر Nicander «بعنوان أليكسيفارماتسا» (Buller, 1914) :

«لا تدع الشيطان يخمر الأرض حيث يسبب إنتفاخات عادة فى الأحشاء أو يؤثر فى الحلق ، فيؤلم الرجل ؛ فعندما ينمو أسفل تجويف القناة التنفسية ، فإنه ينفث سمومه ويتنفس بصعوبة من فمة ؛ فتخمر الشيطان هو ذلك ؛ والرجال عامة يسمون التخمر باسم الفطر» . وكان الاهتمام ببعض المجموعات المزرعية فى الفطريات على أساس اعتقادات دينية . فعلى سبيل المثال ، يرسم عيش الغراب

فى بعض معابد المايان الهيروجليفية القديمة ، والتفسير المحتمل هو أنهم كانوا يقدسون عيش الغراب ويقدمون لها القرابين (Lowy, 1972) . وصنع المايان أيضا تماثيلا من حجر على شكل عيش الغراب . وهذه النحوت كانت بإرتفاع ٢٥ - ٥٠ سم . وهى عبارة عن ملامح بشرية (معظمها كان لنسوة حوامل) أو أشكال حيوانات مثل الضفدع (شكل ١٤٣) . ورغم أن هذه آثار حضارات قديمة ترجع إلى ١٠٠٠ - ٤٠٠٠ سنة مضت ، فإنها تشد انتباه علماء الآثار فى أوائل القرن الماضى وتكتشف فى جواتيمالا . وكانت القرابين تقدم أثناء احتفال دينى ويدخل فيها عيش الغراب الذى كان البعض منه يستخدم كمقعد (Lowy, 1971) .

وقد استخدمت الفطريات بواسطة الإنسان فى أغراض شتى منذ العصور القديمة . فقد اكتشفت بعض الكرات النافخة فى بعض الأبنية البريطانية القديمة التى تصل إلى ٢٠.٠٠ عام مضت ، ويعتقد أنها كانت تستخدم لوقف نزيف الدم فى الجروح أو كضمادات (Wathling and Sdaward, 1976) . وقد أستخدمت الكرات النافخة لهذا الغرض عصورا طويلة ، وحتى فى الزمن القريب وفى الحرب العالمية الأولى كانت تستخدم فى تضميد الجروح عند نقص الضمادات الطبية . وحاليا فى نيجيريا ، تعتبر الفطريات هامة جدا لقبيلة "يوروبا" ، الذين يملكون مزرعة غنية بالفطر كعادة شعبية (Oso, 1975, 1976, 1977 a, 1977 b) . وهؤلاء الناس يستخدمون الفطريات المختلفة كغذاء ؛ للأغراض الطبية ؛ كفرشاة أسنان ؛ فى الأغراض السحرية (مثل استخدمها لجعل شخص يختفى فى مواجهة الخطر) أو فى مواد تنظيف السلاح ، مثل القوس ، السهم .



شكل (١٤٣) : عيش غراب حجرى يصور ملامح مختلطة بين انسان وحيوان ذو مخالب عند القاعدة . الارتفاع ٥ر٢٩ سم وقطر القلنسوة ٥ر١٦ سم .

الفطريات كغذاء للإنسان Fungi as Food for Humans

إن واحدة من الأهتمامات السائدة التى اختص بها الإنسان الفطريات هى استخدامها كغذاء . وكان اليونان والرومان القدامى مغرمين بالترافل ، عيش الغراب ، والكرات النافخة ، وكانت لذيذة الطعم لدرجة أن الأغنياء كانوا يختصون أنفسهم بها . وتعطينا المنشورات الرومانية القديمة طريقة إعداد الترافل (Buller, 1914) :

. . . قطّع ، إغلى ، أخلط بقليل من الملح ، قطع قليلا من الترافل ، ضعها فى الفرن ، ثم ضعها فى إناء طهى مع قليل من الزيت ، ضع التوابل ، ونبيذ حلو مغلى ، ونبيذ غير مخلوط ، فلفل أسود وعسل ؛ أثناء الغليان قلب مع وضع دقيق ناعم ، صب الأطباق وقدمها .

ورغم أن طرق التحضير قد تغيرت بالوقت ، فإن لذة الفطريات لم تتغير فى الطعم .

وتشمل الفطريات التى تجمع للغذاء الترافل ، الموريللات ، عيش الغراب ، الكرات النافخة ، أنواعا من جنس *Clavaria* ، وعديدات الثقوب غير الخشبية . ويحتمل أن تكون الترافل هى أكثرها تفضيلا ، وتجمع فى فرنسا بالاستعانة بكلاب الصيد أو الخنازير التى تقف عند المناطق التى توجد بها الثمار الأسكية للترافل تحت الأرض . وتباع الترافل أيضا بصورة طبيعية فى أسواق شمال أفريقيا والشرق الأدنى .

زراعة الفطريات Cultivating of Fungi

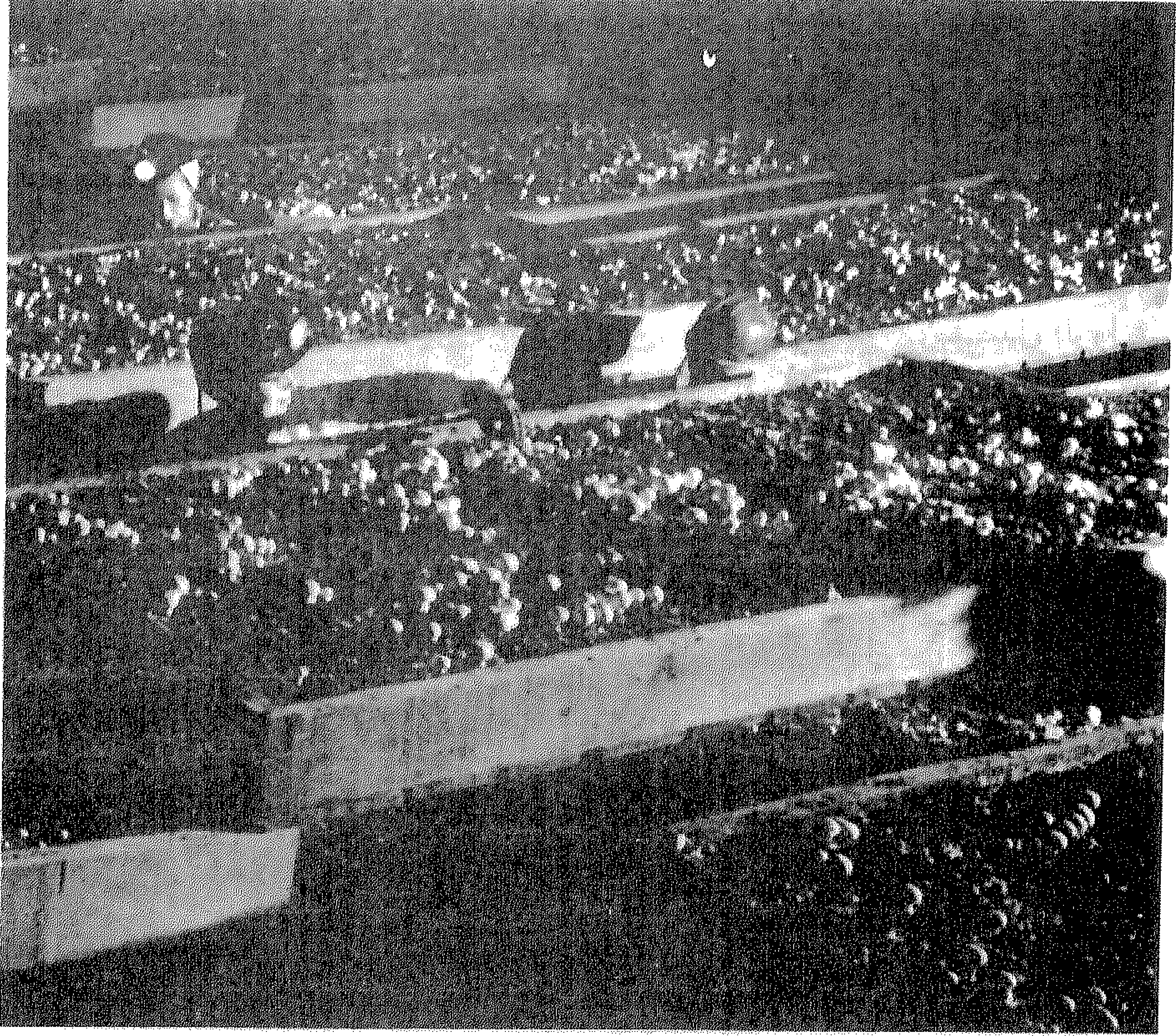
تتضمن الفطريات التى تزرع للغذاء فى الشرق أنواعا مختلفة من عيش الغراب والفطر الجيلاتينى *Auricularia* . وتزرع الترافل فى فرنسا ؛ توضع جراثيم الترافل فى الأرض التى تنمو فيها أشجار البلوط ، ثم تجمع أعداد كبيرة من الثمار الأسكية مؤخرا . ونوع واحد فقط ، هو الفطر *Agaricus brunnescens* ، هو الذى يزرع على مستوى تجارى فى الولايات المتحدة . وفطريات عيش الغراب بها بروتين أعلى من خضروات وفواكه كثيرة ، حيث أن حوالى ٣ ٪ – ٤ ٪ من وزنها الغض يكون بروتينيا . كما أنها أيضا مصدرا جيد

للمواد الغذائية التالية للأنسان : الدهن ، الفوسفور ، الحديد ، الثيامين ، الريبو فلافين ، والنياسين . كما أن الفطر *A. brunnescens* عالى المحتوى أيضا من حمض الأسكوربيك (Chang, 1980) .

وقد زرع عيش الغراب التجارى *A. brunnescens* فى البدرومات (غرف تحت الأرض) ، المناجم ، والكهوف . ويفضل أن يزرع فى أبنية خاصة بدون نوافذ ترتب فيها رفوفا كمهد له (شكل ١٤٤) . وتفضل مثل هذه الأبنية لأن درجات الحرارة ، الرطوبة ، والتهوية يمكن التحكم فيها بسهولة .

والطبقة التحتية التى ينمى عليها عيش الغراب هى الكومبوست compost التى تحضر من روث الخيل والقش . يوضع روث الخيل فى حفر عميقة (ارتفاعها حوالى ٣ متر) ويسمح له بالدخول فى عمليات التخمر الطبيعى والتى من خلالها تستهلك البكتريا والفطريات السكريات ، النشا ، والهيميسليلوزات وتترك خلفها اللجنينات والسليلوزات المقاومة للتحلل . كما تتجمع أثناء ذلك مركبات نيتروجينية ذائبة كنتيجة لتمثيل النيتروجين بالميكروبات . وعند نهاية هذا الطور من التحلل ، يقدم الكومبوست كبيئة تلائم نمو الفطر *A. brunnescens* الذى يعتمد بصفة خاصة على التركيز العالى من اللجنين والمركبات النيتروجينية الغير ذائبة . وفى العادة لا تستطيع فطريات أخرى المنافسة إذا أصبح الفطر *A. brunnescens* ناميا .

وبعد تجهيز الكومبوست ، فإنه يوضع فى صناديق ذات أرضية مسطحة وتحفظ على درجة حرارة ٥٥ ْم لمدة أسبوع للتخلص من الحشرات ؛ وبعد ذلك تزرع ببذور عيش الغراب أى اللقاح "spawn" . وبذور عيش الغراب هى مزرعة نقية من ميسليوم يشتق عادة من جراثيم بازيدية نابتة تحت ظروف المعمل فى



شكل (١٤٤) : زراعة عيش الغراب تجاريا .

زجاجات على بيئة من حبوب الشعير ، الردة ، أو بعض المواد المماثلة الأخرى . وبعد وضع اللقاح فى الكومبوست ، تنشر طبقة ضحلة من التربة فوق الكومبوست . وهذه الطبقة الغطائية ضرورية للحصول على محصول وفير من الثمار البازيدية ، ربما لأنها تمد بطبقة بها نقص غذائى فلا تشجع النمو الخضرى وتشجع الطور التكاثرى . الميسليوم من البذور وينتشر خلال الطبقة التحتية كلها . ويتأثر معدل نمو الميسليوم بالمحتوى الرطوبى للطبقة التحتية ،

درجة الحموضة ، ودرجة الحرارة ، وهذه جميعا يجب التحكم فيها بدقة ، وكل من الدرجة المثلى للمحتوى الرطوبى ودرجة الحموضة يختلفان بالتركيب الخاص للكومبوست المستخدم ، فى حين تكون درجة الحرارة المثلى هى ٢٥° م ، ونطاق النمو الحرارى هو بين ٢° م ، ٣٣° م . أما نطاق درجة الحرارة الذى تتكون فيه الثمار البازيدية فهو أضيق ، إذ تكون بين ٧° م ، ٢٤° م . ويفضل الزراع التجاريين درجات الحرارة بين ٩° م ، ١٣° م لأن عيش الغراب يكون أكثر ثباتا وأقل عرضة للمرض أو المهاجمة بواسطة الحشرات عندما ينمو فى هذا النطاق الحرارى . ويجب أن تظل الرطوبة النسبية بين ٧٠ ٪ ، ٨٠ ٪ ويجب استمرار التهوية لأن زيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الهواء أكثر من ١ ٪ سيوقف نمو عيش الغراب (خاصة القلنسوه) ، وتتجمع هذه الكمية من ثانى أكسيد الكربون كنتيجة لتنفس ميسليوم الفطر والبكتيريا فى بيت عيش غراب إذا أغلق لمدة أطول من ٢٤ ساعة .

والبكتيريا والفطريات يمكنها أن تسبب أمراضا لعيش الغراب وتحد من زراعته الناجحة . وتشمل أمراض الفطر مرض الرغوة (المتسبب عن الفطر *Mycogone perniciosa*) ، التبقع البنى (المتسبب عن الفطر *Verticilliumi malthouse*) ، البياض (المتسبب عن فطر من جنس *Dactylium*) ، والتسقيط (المتسبب عن جنس *Fusarium*) . ويمكن مقاومة هذه الأمراض بتبخير بيوت عيش الغراب بين المحاصيل والمحافظة على نظافة المكان والأماكن المحيطة .

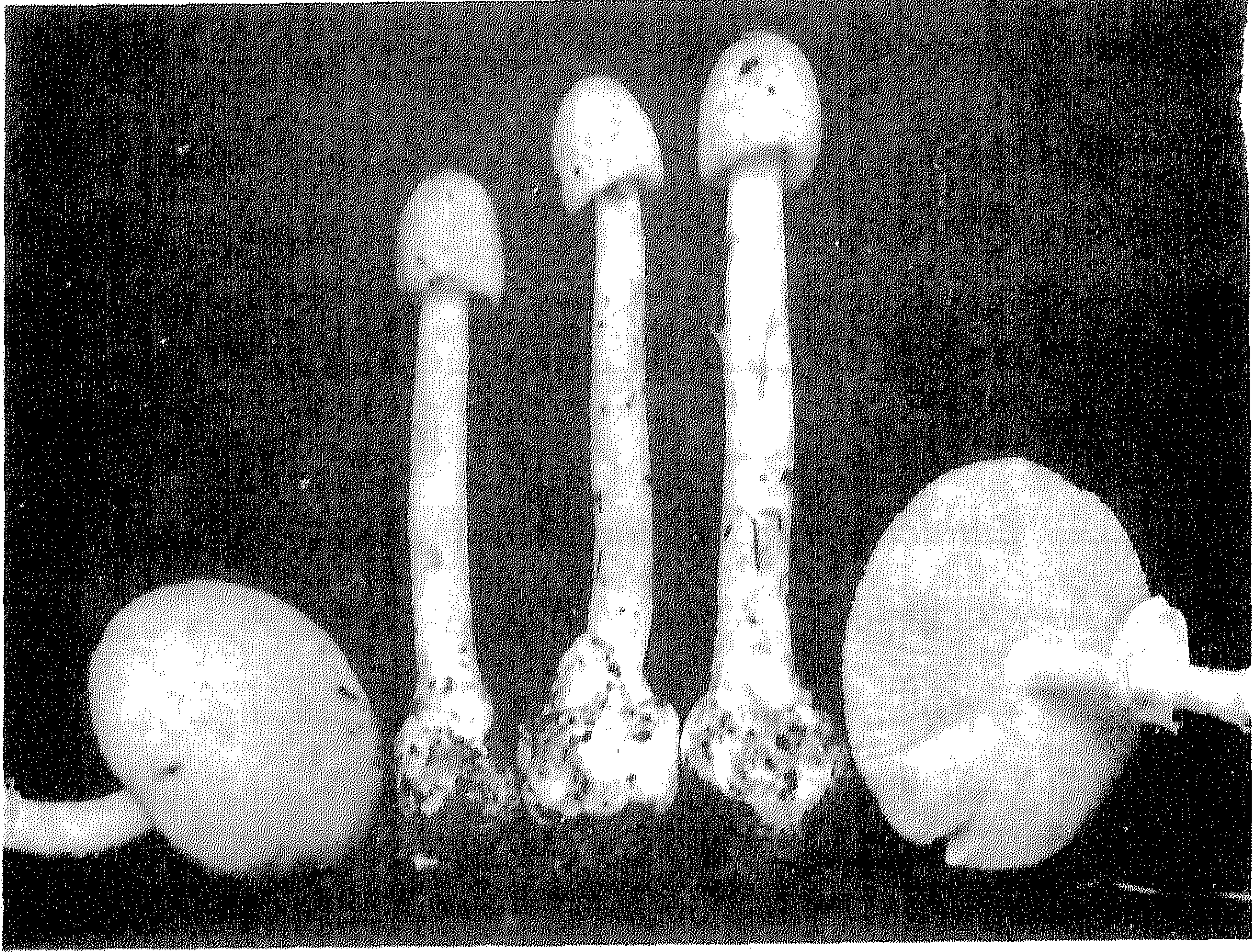
الفطريات السامة Poisonous Fungi

من سوء الحظ أن يتناول شخص عيش الغراب ويبلغ معدته ثم يتضح بعد ذلك أنه سام . وقد خشى الأنسان عيش الغراب السام لقرون ، مع وجود بعض السجلات المبكرة من اليونانيين والرومان . ففى القرن الخامس قبل الميلاد سجلت بعض حالات تسمم بعيش الغراب كحوادث صدفة . وليست جميع حالات التسمم بعيش الغراب بالصدفة على أى حال . فقد أغتيل الأمبراطور الرومانى القيصر كلاوديياس Claudius Caesar بواسطة زوجته أجربنيا Agrippina (٥٤ بعد الميلاد) ، والتى سممت طبقه المفضل من عيش الغراب ، ربما عن طريق إضافة عيش الغراب السام *Amanita phalloides* (Wasson and Wasson, 1957) . وكذلك قتل رئيس حرس نيرون وعدد من الضباط الآخرين فى احتفال بتقديم إليهم أطباقاً أضيف إليها فطر مسمم . وفى المحاولات الأولى لتصنيف الفطريات قسّم الكاتب الطبيب اليونانى Dioscorides فى القرن الأول بعد الميلاد – قسّم – الفطريات إلى أصناف صالحة للأكل وسامة . وقد أتبع هذه النظام مؤخرا بواسطة علماء الحشائش (Buller, 1914) .

والخط الفاصل بين الفطريات السامة والغير سامة يكون دائما بسيطا . وتسبب بعض الفطريات عدم استقرار بسيط فى الأمعاء (مغصة) بسبب حساسية بعض الأفراد (مثل الحساسية لبعض الأطعمة كالشيكولاته ، البيض ، أو الفراولة عند بعض الأفراد) ، أو بسبب تلف عيش الغراب نفسه . وبعض الأنواع الفطرية العديدة يجب إعتبارها "خطرة" حيث أنها سامة لأفراد كثيرين ، رغم أن البعض يأكلها دون أى تأثيرات مرضية تذكر ؛ وربما يكون أفضل مثال لذلك هو ستيك الموريللات – *Helvella esculenta* – الذى يعتبر لذيذ الطعم عند العديد من

البشر ولكنه أيضا يسبب هلاكا لآخرين . وبعض الفطريات مثل عيش الغراب ذو القبعة الحبرية .*Coprinus* spp أو *Clitocybe clavips* تجعل الضحية تتلوى ألما إذا أكلت مع الكحول ولكن ليس لها تأثير إذا أكلت وحدها . وفى الولايات المتحدة ، يعتبر الموت بسبب التسمم بعيش الغراب منخفضا نسبيا ، بمعدل حوالى ٥٠ حادثة سنويا (Block *et al.*, 1955) . ولكن ٩٠ ٪ من هذه الحالات تعزى إلى استهلاك أنواعا من جنس *Amanita* (شكل ١٤٥) ، وبصفة خاصة النوع الأبيض *Amanita phalloides* ("ملاك الموت" : the death angel) والأفراد وثيقة القرابة مثل *A. verna* ، *A. virosa* . وهذين الفطرين الأخريين سامين بصفة عامة ، وكمية بسيطة جدا تصل إلى ١ سم مكعب سوف تسبب الموت (Bessey, 1950) .

وقد شاع اعتقاد بأن الأنواع السامة ستؤدى إلى إسوداد العملة الفضية أثناء الطهى ، وأن هذه الأفراد السامة ذات رائحة كريهة ، أو أن الفطريات السامة يمكن تقشيرها بسهولة بعكس غير السامة . ولكن هذه الاختبارات ليست دقيقة ، خاصة أنه لا توجد فروقا واضحة بين الفطريات "السامة" و "المأمونة" لأن أنواعا عديدة تؤثر على الأنسان بصور مختلفة . فإذا أراد شخص أن يجمع فطريات لاستهلاكها ، فإن الطريقة الوحيدة الآمنة التى يجب أن يتبعها هى أن يتعلم كيفية تعريف الأنواع فى الحقل ، وأن يستهلك تلك المعروفة عموما بأنها غير سامة ، ثم يأكل أولا كمية بسيطة فقط كاختبار حساسية شخصية للنوع .



شكل (١٤٥) : الفطر *Amanita bisporigera* ، أحد أفراد عيش الغراب البيضاء المميتة .

المظاهر الإكلينكية للتسمم الفطرى

Clinical Aspects of Fungus Poisoning

إن عددا كبيرا من الفطريات سام ، وبالتحليل ، وجد أن السموم تختلف كيميائيا وأحيانا تكون فردية للنوع الفطرى الواحد (Benedict, 1972) . وبالرغم من أن النوع الفطرى قد تنتج أعراضا خاصة به ؛ فإن تأثيرات هذه الفطريات تكون مشابهة بصفة عامة . ولمساعدة الطبيب الذى لم يأخذ عينة من الفطر أو تعريفا محدداً له فى حالات التسمم المفاجىء ، فإن الخطة التصنيفية لمثل هذه

الحالات السريعة توضع على أساس تشابه الأعراض الناتجة من التسمم . ورغم أن هذه الخطط تختلف من عالم لآخر (مثل ;Lincoff and Mitchell, 1977 (Benedict, 1972) ، فإن المجموعات الثلاثة الرئيسية التى ستناقش أسفل هى المعروفة عموما :

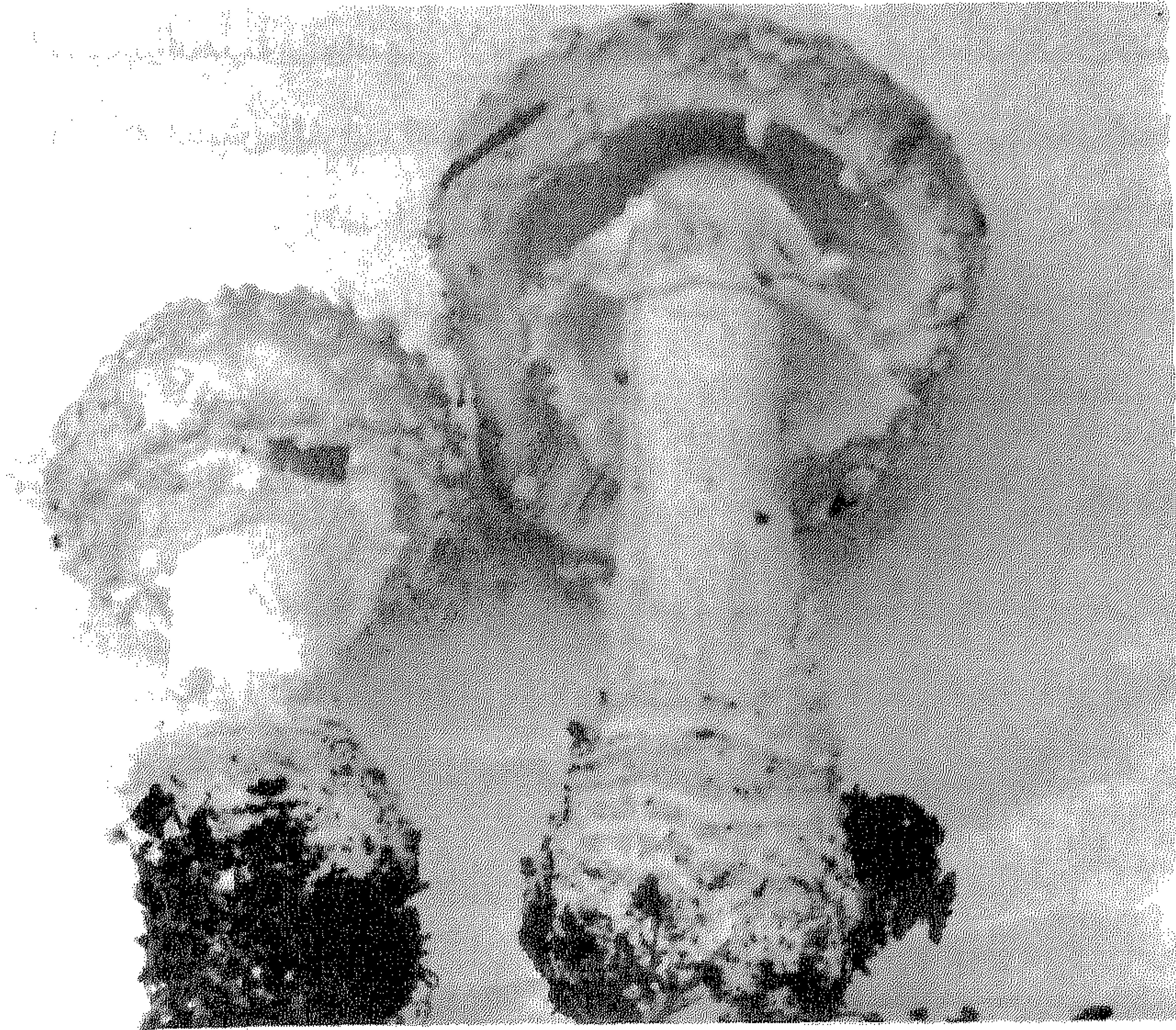
الفطريات المؤثرة على القناة الهضمية Fungi Affecting the Gasterointestinal Tract : إن فطريات مثل *Russula* ، *Lactariu* ، *Boletus* ، *Chlorophyllum molybdites* ، *Entoloma lividum* يحدث عنها حساسية لأفراد دون غيرهم . والأعراض عبارة عن الشعور بألم ، قىء ، وإسهال ، والتى تختلف فى شدتها ولكنها تنتهى فى نفس اليوم تقريبا . وعمليا لا يوجد موت من هذا الطراز من التسمم رغم أن الشخص المسن أو الضعيف يمكن أن يصادفه . وفى جموعة الفطريات هذه ؛ توجد معرفة قليلة عن أصل السموم ، وأكثر من ذلك ، فليس معروفا هل التلف الجزئى للثمرة البازيدية أو اختلاف السلالات هى التى تؤثر على السميه (Lincoff and Mitchell, 1977) .

الفطريات المؤثرة على الجهاز العصبى Fungi Affecting the Nervous System : إن الفطريات التابعة لهذه المجموعة هى تلك التى تظهر حساسية للكحول (*Coprinus* spp. ، إلخ) ، *Amanita muscaria* ، وفطريات الهلوسة .

والفطر ذو القبعة الحبرية ، *Coprinus atramentarius* ، يحتوى على سم يشتق من الحمض الأمينى جلوتامين – يسارى . ويعطى هذا السم أعراضا تشبه تلك المتسببة عن ديسولفيرام ($Antibuse^{®}$) ؛ وهى ترتبط بالموليبدنوم ، توقف عملية نزع الهيدروجين من الأسيتالدهيد ، وتحد من أيض الإيثانول عند

مرحلة الأسيتالدهيد . وتظهر الأعراض بعد حوالى ٥ر – ١ ساعة من شرب الكحول إذا كان عيش الغراب قد أكل خلال ٤ أو ٥ أيام مضت أو فى نفس الوقت مع الشراب الكحولى . وتشمل الأعراض احمرار الوجه والعنق ، بروز وانتفاض عروق الرقبة ، الاحساس بإنتفاخ (تورم) اليدين والقدمين ، وألم فى الصدر غالبا . يأتى بعد ذلك الشعور بالألم ، العرق ، ثم القيء . يحدث الشفاء فى الحال وتنتهى الحالة خلال ٢ – ٤ ساعات (Lincoff and Mitchell, 1977) .

والفطر *Amanita Muscaria* الأحمر أو الأصفر (شكل ١٤٦) مسئول عن عدد كبير من التسممات الفطرية . وتشتهر معرفة هذا النوع بعيش غراب الذباب لأنه أستخدم فى العصور السابقة لقتل الذباب (كانت القلنسوات تحضر إلى البيت ، ترش بالسكر لجذب الذباب الذى يموت فوقها) . وأصل السم يتبع الأمينات مسكارين ومسكاريدين (شكل ١٤٧) . ويمكن أن يوجد المسكارين أيضا بكميات كبيرة فى فطريات أخرى ، متضمنة الأنواع المختلفة من جنسى *Clitocybe* ، *Inocybe* . وبعد تناول غذاء من الفطر *A. muscaria* أو الأنواع الأخرى المحتوية على المسكارين ، فإنه توجد فترة تخفّى من ١ – ٦ ساعات قبل ظهور الأعراض ، وتتضمن الأعراض سيولة اللعاب ، الشعور بالألم ، القيء ، ألام البطن ، الظمأ الشديد ، والبراز المخاطى الدموى . يزيد التنفس فى البداية ، ولكن بعد ذلك يصبح بطيئا . وفى البداية ، تتشابه الأعراض مع تلك المتسببة عن حالة تسمم كحولى حادة ، حيث يتأرجح المصاب ، قد يفقد بعض حواسه ويصبح مشدوها ، ثم يبدأ فى الهلوسة ، وحالات الجنون والدهشة ، كما يمكن أن يحدث الاهتزاز بصورة سريعة . وفى الحالات الشديدة تحدث الوفاة لتوقف التنفس . وتحدث الوفاة لأقل من ١ ٪ من حالات التسمم بالفطر *A. muscaria* ، ولكن المعدل قد يرتفع ويبلغ ٦ ٪ إلى ١٢ ٪ فى حالات التسمم بالفطر *Clitocybe dealbata* أو

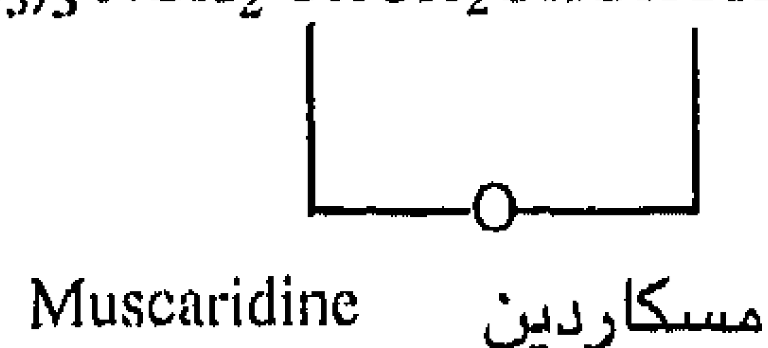


شكل (١٤٦) : الفطر *Amanita muscaria* .

الفطر *Inocybe fastigiate* . ومعظم حالات الوفاة هذه تحدث للأطفال الذين يعانون من أمراض القلب أو الرئتين (Lincoff and Mitchell, 1977) .

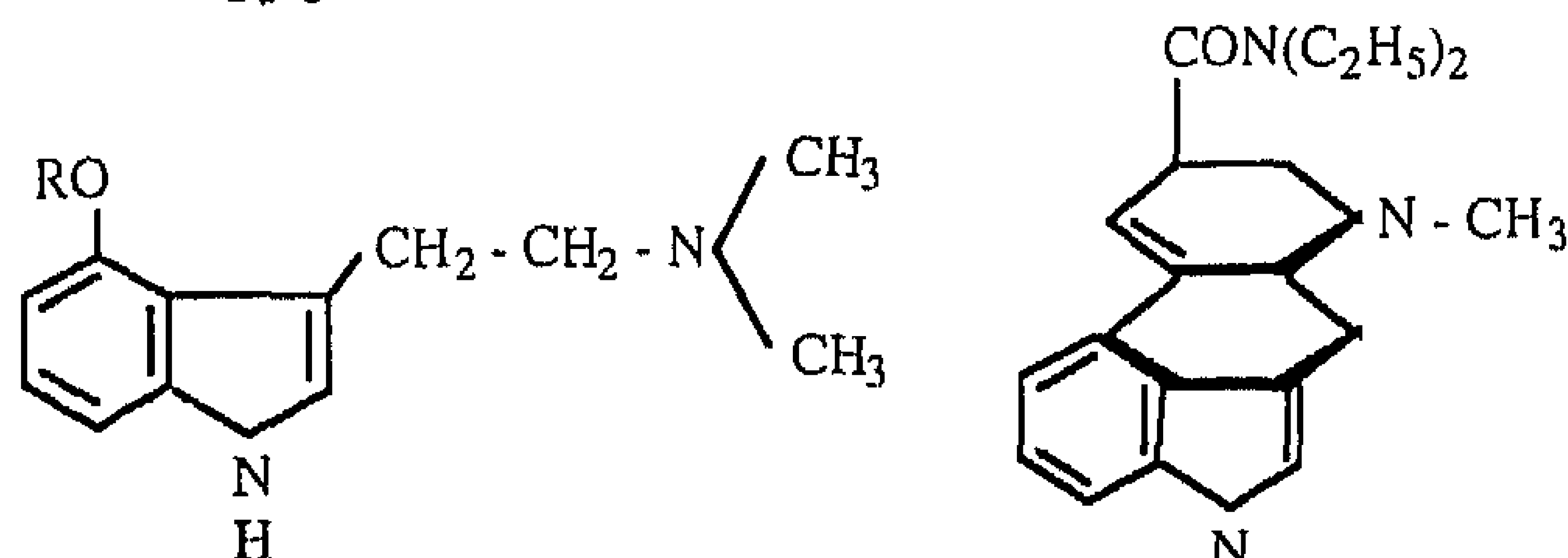
وتناول الفطر *A. muscaria* أو فطريات عيش الغراب الأخرى المحتوية على المسكارين ليست قاتلة عادة لأن الأعراض تبدأ فى الظهور سريعا ، وتشمل الأعراض المبكرة عادة القيء والإسهال اللذان يمنعان الامتصاص الأكثر للسم خلال الأمعاء . ويعالج التسمم من هذه الفطريات بأدوية تؤدى للقيء ، غسيل معدة ، وأى علاج يؤدى إلى تنظيف القناة الهضمية . ويمكن أن تضاف أى أدوية عسر هضم إليها أيضا .





Muscaridine مسكاردين

Muscaridine مسكاردين



سيلوسين Psilocin, R = H

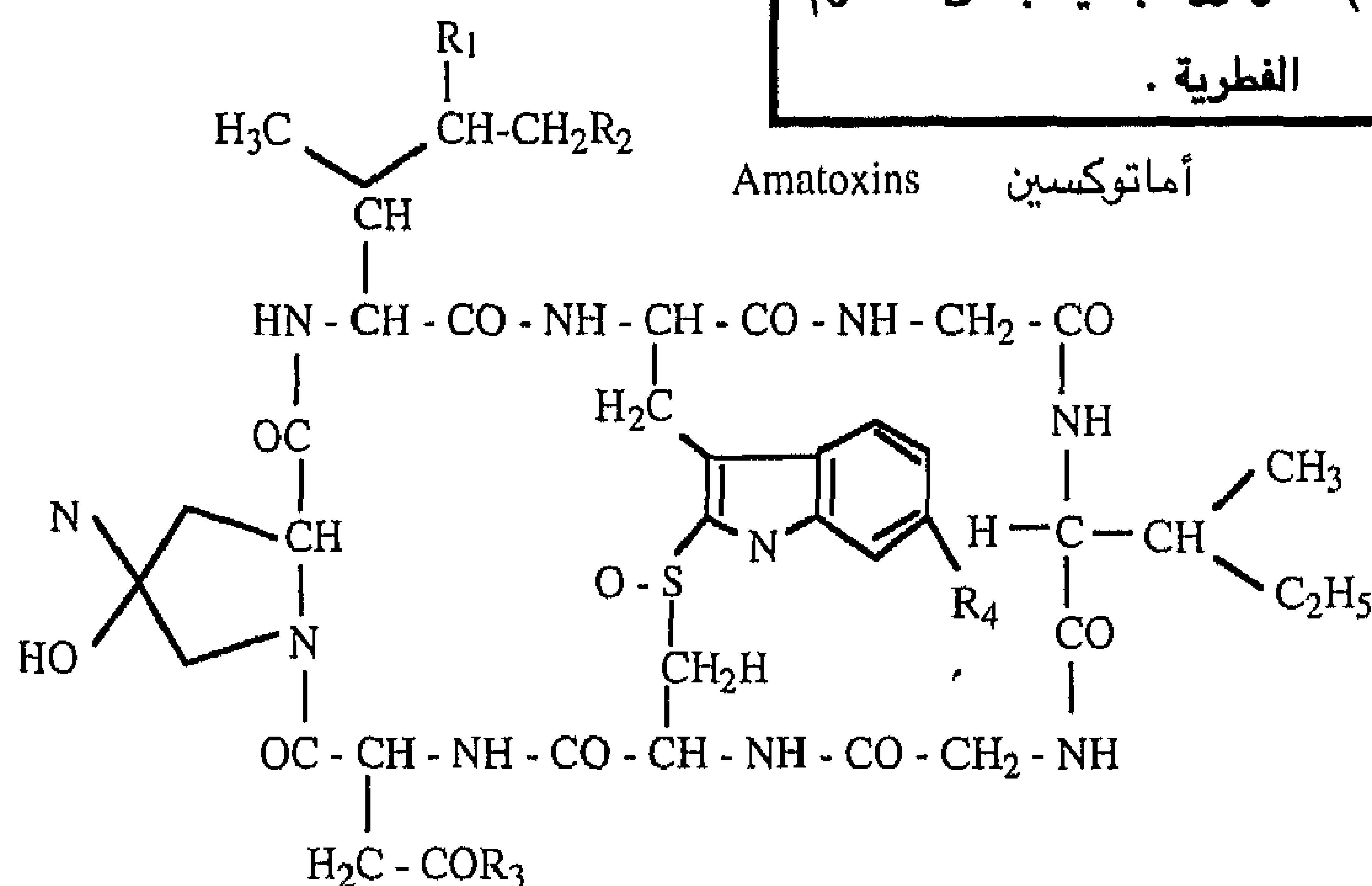
سيلوسيبين Psilocybin, R = PO_3H_2

LSD

حمض داى ميثيل أمين ليسيريك

شكل (١٤٧) : الرموز البنائية لبعض السموم الفطرية .

Amatoxins أماتوكسين



		R_1	R_2	R_3	R_4
a	α - Amanitin	OH	OH	NH_2	OH
b	β - Amanitin	OH	OH	OH	OH
c	γ - Amanitin	H	OH	NH_2	OH
d	Amanin	OH	OH	OH	H
e	Amanulin	H	H	NH_2	oH

فطريات الهلوسة Hallucinogenic Fungi : تؤثر عدة فطريات على الجهاز العصبى بطريقة يحس فيها الفرد بعدم تمييز المناظر أو الأصوات (الهلوسة) . والفطر *Amanita muscaria* هو أحد فطريات الهلوسة هذه ؛ وهو يؤكل فى احتفالات الشراب بواسطة بعض قبائل سيبيريا فى منطقة (كامكاتكا Kamchataka) . ويوجد استخدام مشابه لفطريات هلوسة أخرى فى الطقوس الدينية بين أناس يتوزعون على مساحة جغرافية كبيرة (من شمال أوروبا ، شرقا حتى سيبيريا ؛ وجنوبا حتى بورنيو ، نيوجوينا ؛ غربا حتى بيرو) .

وقد استخدم هنود المكسيك فطريات عيش غراب الهلوسة (حيث أنهم يعتقدون أنه مقدس) منذ الوقت الذى تم فيه تتويج مونتيزوما Montezuma عام ١٥٠٢ ، وهو تاريخ أول تسجيل . (والهيروغليفية ونحت حجر عيش الغراب المذكورين سابقا يحتمل أن تكون لها صلة بهذه العملية) . ورغم أن هنود المكسيك يستخدمون فطر الهلوسة فى الطقوس الدينية لعدة قرون ، فإنهم حرسوا سرهم جيدا لدرجة أن أعدادا قليلة من البشر (دائما رسل) هم الذين عرفوا عمليتهم حتى عشرات سنين مضت فقط . وفطريات عيش غراب الهلوسة هى أنواع من جنس *Psilocybe* (شكل ١٤٨) وتستخدم أثناء الطقوس الدينية عندما يجب حل مشكلة خطيرة خلال جلسة الاعتراف . والمواد الفعالة فى عيش غراب الهلوسة هى مشتقات الإندول ؛ سيلوسيبين وسيلوسين (شكل ١٤٧) . ورغم أن سيلوسيبين يوجد بكميات أكبر من سيلوسين ، إلا أن كليهما يظهر نفس التأثير . كما توجد سموما أخرى وثيقة الصلة فى أنواع من جنس *Psilocybe* وكذلك فى فطريات عيش غراب أخرى ، ومنها اليابانى "عيش غراب الضحك laughing mushroom" *(Panaeolus papilionaceus)* ، الذى يسبب الضحك للضحية السعيدة .



شكل (١٤٨) : أحد فطريات عيش غراب الهلوسة ، *Psilocybe strichper* .

وأفراد من المزارعين الغربيين ذوى خبرة دائمة فى الهلوسة المتسببة عن LSD (حمض ليسيرجيك يمينى مع داى ميثيل أمين) . والأرجوت ergot هو أحد المصادر الطبيعية لمادة LSD ، وسيناقش بصورة كاملة فيما بعد .

وفطر عيش غراب الهلوسة تنتج مادة سيلوسيبين النقية ، ومادة LSD وجميعها تنتج تأثيرات متشابهة عندما تستهلك . فهى تعطى احساسا

بالسعادة ، حالة حالمة حيث يشعر الشخص بأن الجسد ثقيل ولكن الحس يكون رقيقا فوق العادة أو مرهفا . يفقد الاحساس بالزمان والمكان ، كما توجد تغيرات فى الخوف على النفس . ورؤية أشياء ملونة وموضوعات تبدو وكأنها تملأ الفضاء وتمر راقصة فى تتابع لا نهائى . وجميع الحواس الأخرى (السمع ، اللمس ، التذوق ، الشم) تبدو حادة جداً لتنتج شعورا من الذاكرة وكأنه حقيقى .

وأقل من ١٪ من حالات التسمم بفطريات الهلوسة قاتلة . ويشمل العلاج تفريغ القناة الهضمية كما ذكر فى تسمم المسكارين ، وإعطاء أدوية تنظيف المعدة (Lincoff and Mitchell, 1977) ..

الفطريات المسببة لتحطيم الخلية Fungi Causing Cell Destruction :

إن الفطريات التى تحتوى على سموم للدم تستطيع تحطيم كرات الدم الحمراء مثل الفطر *Helvella esculenta* ، أنواع من جنس *Galerina* ، والفطر *Amanita phalloides* والنوعين وثيقى القرابة به *A. verna* ، *A. virosa* .

وفطريات أمانيتا Amanitas هى ذات أهتمام خاص هنا ، حيث أنها مسئولة عن معظم حالات الموت (أكثر من ٩٥ ٪) التالية لتناول عيش الغراب كطعام ؛ ومعدل الموت بعد تناول هذه الفطريات يكون أكثر من ٥٠ ٪ ويبلغ إلى ٩٠ ٪ . يحتوى الفطر *A. phalloides* على عدة سموم تقسم إلى عائلتين ، الفاللوتوكسينات the phallotoxins والأماتوكسينات the amatoxins ، التى تحتوى على الأقل على خمسة أو ستة أفراد على التولى . وهذه السموم هى سيكلوببتيدات وبها رابطة كبريتية تربط نواة الأندول مع التريبتوفان وحمض أمينى هيدروكسى . وتختلف الفاللوتوكسينات فى التفاصيل الكيميائية الحيوية

لتركيبها وفى طريقة فعلها . فالفاللوتوكسينات تؤثر سريعا والجرعة الكبيرة تسبب موت الفأر خلال ساعة واحدة . أما الأماتوكسينات فهى أبطأ كثيرا فى تأثيرها وتحتاج لأكثر من ١٥ ساعة لكى تفرز تأثيراتها المميتة ، ولكنها ذات سمية حوالى ١٠ - ٢٠ ضعف سمية الفاللوتوكسينات . والأماتوكسينات هى من بين أكثر السموم القاتلة المعروفة ، والجرعة من ٥ - ١٠ ملليجرام فقط تقتل الرجل البالغ . ولأن الفاللوتوكسينات قد لا تمتص فى القناة الهضمية وبسبب السمية العالية للأماتوكسينات ، فقد أعتقد أن الأماتوكسينات هى المسئول الرئيسى عن الموت فى التسمم الأمانيتى . وأحد الأماتوكسينات (أمانيتين) يتدخل فى نسخ الحمضين النووين DNA , RNA إذ يثبط فعل RNA - بوليميريز (Lincoff and Mitchell, 1977; Wieland and Wieland, 1972) .

وبعد تناول الفطر *A. phalloides* ، توجد فترة كمون تتراوح بين ١٠ - ١٢ ساعة والتى يكون الفطر خلالها قد هضم كلية وأن غالبية سمه قد أمتصت . وخلال هذا الوقت ، تصل السموم الكليتين والكبد ثم تبدأ تحطيما غير عكسى لهذين العضوين ، ولكن الضحية لا تظهر عليها أية أعراض خارجية . وتبدأ الأعراض بآلام حادة فى البطن ، قىء ، وإسهال . وقد يصبح المصاب فاقد الراحة ، فيعانى من الألم والدهشة والهلوسة ، ثم يسقط فى النهاية . يزيد معدل تكسر خلايا الدم . وبعد ٣ إلى ٤ أيام تظهر أعراض الصفراء ، وكذلك خلل كلوى وتسمم ، وإلتهاب الكبد الوبائى حيث يتضخم الكبد ، يصبح أحمراً قاتماً ، ومتكسرا جدا بسبب التجمع الزائد للدم فيه . وتحدث الوفاة بسبب تحطم خلايا الكبد بعد ٢ - ٤ أيام من تناول عيش الغراب السام . وبالإضافة إلى تحطيم الكليتين والكبد ، يحدث أحيانا تحطم للقلب ، والعضلات .

ولعلاج تسمم *A. phalloides* يجب تفريغ سريع لمحتويات القناة الهضمية أثناء فترة الكمون ، إعطاء منشطات للقلب فى حالة الفشل الدورى ، إعطاء سوائل مثل محلول الجلوكوز ، وإعطاء دم فى حالة الفشل الكلوى . والحقن فى الوريد بحمض ثيوكتيك مع الجلوكوز قد يؤدى إلى إنقاذ حياة الإنسان (Lincoff and Mitchell, 1977) .

الفطريات وتصنيع الغذاء Fungi and Food Processing

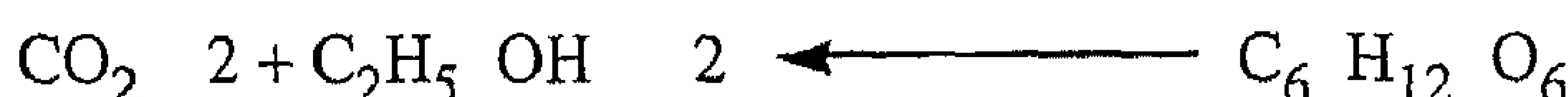
بالاضافة إلى أكلها المباشر بواسطة الإنسان ، تستخدم الفطريات فى تصنيع الكثير من الأغذية . وهذه تشمل الأنتاج العالمى من الخبز ، الخمور ، البيرة ، والجبن . واستخدام الفطريات فى تصنيع الغذاء وصل إلى أكبر تنوع له فى الشرق ، خاصة اليابان ، حيث تنتج أنواعا مختلفة من الغذاء .

الخبز والمشروبات الكحولية Bread and Alcoholic Beverages

إن أكثر أنواع الغذاء انتشارا وأستهلاكا هو الخبز الذى يصنع بمساعدة الفطريات وكذلك المشروبات الكحولية ، واللذان ينتجان منذ قرون . وتتضمن المشروبات الكحولية البيرة ، النبيذ ، الويسكى ، والمشروبات المخمرة الأخرى ، مثل الساكى الذى يصنع فى اليابان . وأصول صناعة الخبز والمشروبات فقدت فى العصور القديمة ، ولكن من المعروف أن الساموريين قد أنتجوا بيرة مكونة من خبز مرطب متخمر قبل عام ٧٫٠٠٠ قبل الميلاد . كما صنع المصريون أيضا هذا "بيرة الخبز" ، واعتبروها هدية مقدسة من أوزيريس ، إله الموتى . وهم أيضا أول من صنع الخبز الأسفنجى . وكل من صناعة الخبز وعمل البيرة قد عرفا مؤخرا بواسطة اليونانيين والرومان . وأجريت عدة تعديلات فى طريقة صناعة البيرة منذ

ذلك الوقت . فمثلا ، أستخدم نبات حشيشية الدينار hop كمادة لتصنيع البيرة منذ العصور الوسطى فقط (Stewart, 1974) . وكل من الخبز والمشروبات الكحولية احتل مكانا مرموقا منذ القدم : فالخبز يعتبر عادة "قوام الحياة" ، والخمور عادة كان لها دور فى الطقوس المسيحية .

ولإنتاج كل من الخبز الأسفنجى والمشروبات الكحولية تستخدم الخمائر وهى أفـراد من الفطريات النصف أسكية وغالبا تكون سلالات من الفطر *Saccharomyces cervisiae* ، وكما ذكر فى الفصل الثانى ، فإن الخمائر تخمر الجلوكوز وتنتج كحول الإثيايل وثانى أكسيد الكربون :



$$CO_2 \quad 2 + C_2H_5\ OH \quad 2 \longleftarrow C_6\ H_{12}\ O_6$$

ويستغل الخباز فرصة إنتاج غاز ثانى أكسيد الكربون ليجعل خبزه ذو ثقوب وخفيف البناء ، بينما يعتمد صانع البيرة وصانع الخمور على إنتاج كحول الإيثايل لصناعة المشروبات المتميزة . وخلايا الخميرة المنتجة أثناء عملية التخمر يمكن أن تؤخذ وتجفف لتستخدم كمصدر غذائى للبشر أو كعليقة للقطعان .

الخبز Bread : يستخدم الخباز أقراص خميرة مضغوطة أو خميرة نشطة جافة . ويبدأ الإنتاج التجارى لخميرة الخباز باختيار السلالة المناسبة من الفطر *Saccharomyces cervisiae* ، والتى تتطلب النمو فى وسط هوائى ، وتنتج الكثير أثناء تنميتها فى المولاس ، وثباتها أثناء التخزين . تنمى السلالة المنتخبة فى خزانات كبيرة مغلقة ومعقمة ، تحتوى على حوالى ٣٥٠٠٠ إلى ١٩٠٠٠٠ لترا من المولاس المخفف ، المعادن والفيتامينات اللازمة ، ومصدر نيتروجين أمينى . تستمر عملية التنمية حوالى ١٢ ساعة ، تبقى الخزانات أثناءها عند درجة حرارة

٣٠°م ، ودرجة حموضة محددة ، ويضاف بإستمرار المولاس والمعادن لدعم نمو الخلايا الجديدة . ومن المهم بصفة خاصة ضخ هواء معقم إلى داخل الخزانات أثناء هذه الفترة للإبقاء على الظروف الهوائية القوية التى تخفض معدل تكون الكحول وتشجع تكون المحتويات الخلوية . وعند إنتهاء فترة التنمية ، يتم طرد مركزى للبيئة المحتوية على خلايا الخميرة ويؤخذ الجزء المحتوى على حوالى ١٨٪ مادة صلبة . ويمكن أن يكثف هذا الجزء بعد ذلك إلى حوالى ٣٠ ٪ مادة صلبة وهو ما يستخدمه الخباز أو يصنع مع النشا ليباع تجاريا . ومن ناحية أخرى ، يمكن أن تجفف خلايا الخميرة وتعبأ تحت ظروف خالية من الأكسجين وتبقى كخميرة جافة نشطة (Peppler, 1979) .

وعند إعداد الخبز اللين ، فإن خليطا من الخميرة ، الماء ، الدقيق ، الملح ، وأحيانا مواد أخرى يجهز . يعجن الخليط بعد ذلك حتى يكوّن بروتين الدقيق (الجلوتين) شبكة والتى ستعطى الخبز اللين مرونته وتمكنه من الاحتفاظ بثانى أكسيد الكربون المنتج بواسطة الخميرة . يبدأ التخمر ، وتستهلك الخميرة أولا السكريات السداسية الموجودة فى الدقيق ثم تستهلك مؤخرا بعض المالتوز المتحرر من التحلل المائى للنشا . وتتطلب فترة التخمر حوالى ٢ – ٤ ساعات عند درجة حرارة ٢٧° م . يتم اصطياد فقاعات ثانى أكسيد الكربون فى شبكة الجلوتين وتنتج عددا كبيرا من الثقوب التى تجعل الخبز يرتفع . وعندما يعلو الخبز ، تصبح خلايا الخميرة مفصولة عن المواد الغذائية ولذلك يصبح معدل ارتفاع الخبز أبطأ كثيرا . وعندئذ يعاد العجن حتى توضع خلايا الخميرة على المواد الغذائية وبذلك تستمر عملية الارتفاع . وقبل الخبز مباشرة ، يكون المحتوى الكحولى فى الخبز عاليا إذ يصل إلى ٠,٥ ٪ ، ويتطاير هذا الكحول أثناء الخبيز ويساعد فى إعطاء الخبز طعما مستساغا (Duddington, 1961) .

النبيـــذ Wine : النبيذ هو عصير فاكهة أو خضر متخمر ويصنع فى أغلب الأحيان من عصير العنب . وتتحدد النكهة المميزة جزئيا بنوع الفاكهة المستخدمة ، الظروف البيئية التى نمت الفواكهة عندها ، أجزاء الثمار المستخدمة ، ومقدرة الخميرة على تكوين نكهة إضافية (خاصة الأسترات) .

وبحكم العادة ، كانت الخمائر المستخدمة لتخمير العصائر هى تلك التى توجد طبيعيا على سطح الفاكهة ، ولكن حاليا أخذ الأتجاه لأستخدام مزارع معملية لسلالات من *Saccharomyces cervisiae* var. *ellipsoideus*. وقد أختيرت هذه السلالات لمقدرتها على التخمر السليم لأصناف العنب المستخدمة ولقدرتها على أنتاج مذاقا بإنتاج نواتج جانبية تميز النبيذ بصفة خاصة . ويمكن لصانع النبيذ أن ينمى الخميرة فى إناء التخمير بتلقيح حوالى ١ - ٥ لترات لب فاكهة بمزرعة آجار مائل معملية ثم ينقل اللقاح فى سلسلة متتابعة للأحجام الأكبر من اللب الطازج حتى يصل إلى الحجم الكبير المناسب للتخمر . ويعامل عصير العنب بمادة كبريتيت لقتل الخميرة غير المرغوب والبكتريا . ونقاء وقوة مزارع الخميرة الناتجة نهائيا بهذه الطريقة تكون غالبا غير مؤكدة . والطريقة الأخرى ، يتم فيها إنتاج كميات من الخميرة المنتخبة على نطاق واسع ، مثل خميرة الخباز ، وبعد ذلك إما أن تكثف أو تضاف فى صورة خميرة نبيذ جافة نشطة إلى خزان اللب أو العصير . وبهذه الطريقة الأخيرة نتخلص من عمليات التحضير المتكررة للمزرعة البادئة وتقل التكلفة .

وتتم عملية التخمر فى اسطوانات كبيرة ، عادة من الخشب أو الحجر ، والتى تختلف فى الحجم من برميل صغير إلى ذلك الذى يسع ١٩٠٠٠٠ لتراً أو أكثر . يغطى الوعاء للإبقاء على ظروف لاهوائية تشجع التخمر وأيضا لا تشجع نمو

بكيتريا حمض الخليك التى يمكنها تحويل النبيذ إلى خل عنب . وتتأثر عملية التخمر (خاصة طبيعة النواتج الجانبية) وتركيز الكحول المنتج بدرجة الحرارة ، تركيز السكر ، الحموضة ، ومحتوى اللتانين فى اللب وكمية الكبريتيت المضافة . ومن بين هذه العوامل ، تعتبر درجة الحرارة هامة بصفة خاصة ؛ وإنتاج الكحول يكون أعلى عند درجات الحرارة المنخفضة كما أنها أيضا تشجع على تكوين مذاق مرغوب . وعند درجة الحرارة العليا تتناقص مقاومة الكحول فى الخميرة . والحرارة المناسبة للتخمر تكون قرب ١٠ °م وإذا كان محتوى السكر أعلى من ٣٠ ٪ ، لا يكون التخمر فعالا لأن الكحول يتجمع ويوقف نشاط الخمائر قبل أن يتحول كل السكر إلى كحول . والمحتوى المنخفض من الحموضة يناسب إنتاج الأسيتالدهيد ، الجليسرول ، والأحماض الطيارة والثابتة ؛ ذات التأثير المحد لمكسبات النكهة ، واللون ، وثبات النبيذ . وبالإضافة إلى ذلك ، فإن المحتوى الحمضى المنخفض يعطى إنتاجا أقل من الأساسيات العطرية ، والتى تعطى النبيذ رائحته .

وبعد التخمر الجزئى للنبيذ ، تبدأ عملية الاستخلاص وتستمر أثناء الوقت الباقى من التخمر . وفى الاستخلاص ، يسحب النبيذ لفصله عن الراسب ، الذى يتكون من خلايا خميرة ميتة ومواد أخرى تبقى فى قاع الوعاء ويوضع فى وعاء جديد . تكرر هذه العملية عدة مرات حتى نصل إلى النقاوة المطلوبة للنبيذ . وقبل عملية الاستخلاص الأخيرة ، يفضل إجراء عملية تنقية نهائية بإضافة بعض المواد (مثل الشبه ، الكازين ، أو البنتونيت) والتى تحمل عوالق إضافية إلى القاع . ويستمر التخمر حتى يصبح المحتوى الكحولى حوالى ١٢ ٪ ؛ وفوق هذه النقطة من التركيز يقتل الكحول خلايا الخميرة وبذلك لا يحدث تخمر آخر . يخزن النبيذ

بعد ذلك فى خزانات مملوءة جيدا ومغلقة تماما للتعتيق . وقبل تعبئة النبيذ فى زجاجات تجرى عمليات إضافية من الخلط ، التقوية بإضافة كحول ، معاملات حرارية ، تبريد ، ثم الترشيح .

البيـــرة Beer : البيرة هى مشروب كحولى يعد من الحبوب المتخمرة ، عادة الشعير . وفى الخطوات الأولى لإنتاج البيرة ، يعمل المولت من خلال عملية إنبات محكمة . تغسل حبوب الشعير وتنقع فى ماء لمدة ٢ - ٣ أيام لتنشيط نمو الجنين ؛ يزاح الماء بعد ذلك وتترك الحبوب لتنبت . يسمح للجنين بالنمو حتى يصل طول الريشة حوالى ثلاثة أرباع طول الحبة ثم تجفف لوقف النمو . وأثناء فترة الأنبات القصيرة ، ينتج الجنين عددا من الإنزيمات الهاضمة التى تبدأ فى تحليل المخزون الغذائى فى الحبوب . ومن خبرة صانعى البيرة فإن أكثر هذه الإنزيمات أهمية هى الكربوهيدريزات التى تهاجم النشا والسكريات ، ومن أهمها الأميليزات خاصة ، التى تحول النشا إلى دكسترين ، مالتوز ، وقليل من الجلوكوز . والمالتوز هو الطبقة التحتية الرئيسية لتخمر الخميرة .

والخطوة الكبيرة الثانية فى تصنيع البيرة تعرف بعملية الخلط . يطحن المولت المجفف ويخلط بماء ساخن . ومعظم التحولات الإنزيمية من النشا إلى المالتوز بواسطة إنزيمات الأميلز تأخذ مكانها أثناء الخلط ، الذى يتطلب حوالى ساعتين . يفصل المستخلص المائى عن المواد الغير ذائبة والطافية ثم يغلى المستخلص مع حشيشة الدينار ، وتحتوى النورات المؤنثة لحشيشة الدينار على زيوت ضرورية أو صموغ تكسب البيرة مذاقها المميز .

يبرد المستخلص المائى بعد ذلك إلى درجة حرارة بين ٨° م ، ١٦° م (تتحدد

درجة الحرارة جزئيا بواسطة نوع البيرة المنتجة) وتوضع فى إسطوانات تخمر . تضاف سلالة منتخبة من الخميرة . وعادة تستخدم *Saccharomyces carlsbergensis* لإنتاج بيرة الإزاحة lagar beer فى حين يستخدم *S. cerevisiae* لإنتاج بيرة السحب ales (وفى الولايات المتحدة يستخدم *S. carlsbergensis* لكلا النوعين) . وأثناء فترة التخمر التى تكون ما بين ٥ إلى ١٤ يوما ، يتحول السكر إلى كحول . ترسب الخمائر إلى القاع فى الإناء مع المواد الصلبة فى طريقة الإزاحة . وبالمقارنة ، ترتفع فقاعات ثانى أكسيد الكربون إلى قمة الوعاء وتحمل معها خلايا الخميرة والمواد الصلبة القاتمة الموجودة فى السائل فى طريقة الإنتاج بالسحب . ويجب إزالة الفقاعات الناتجة باستمرار .

وبعد أكتمال فترة التخمر ، تترك البيرة حديثة التكوين ساكنة لمدة أيام قليلة للسماح لخلايا الخميرة بأن تستقر فى القاع ثم تصب بعد ذلك فى براميل أو خزانات كبيرة لفترة إنضاج لعدة أسابيع . تنقى البيرة بإضافة مواد جيلاتينية بطريقة مماثلة لتلك المستخدمة فى تنقية النبيذ ويمكن أيضا ترشيحها خلال تربة دياتومية . تضاف مواد تضاد الأكسدة لأن البيرة يتغير طعمها إذ تأكسدت ، كما يضاف ثانى أكسيد الكربون إما فى صورة غاز نقى أو بخلط بعض البيرة المخمرة حديثا معه . تعبأ البيرة بعد ذلك فى زجاجات للتسويق .

الويسكى Whiskey : يصنع الويسكى من الحبوب المتخمرة (الذرة ، القمح ، مولت الشعير ، أو مولت الشوفان) ، التى تخلط بأجزاء مختلفة طبقا لنوع الويسكى الذى ينتج ، وتخمر بواسطة الخمائر . والعمليات المتضمنة تشبه تلك الموجودة فى إنتاج البيرة (شكل ١٤٩) ؛ والإستثناء الأكبر هو أن عصير الحبوب المتخمر يقطر من أجل تركيز الكحول .



شكل (١٤٩) : الوضع الصحيح أن تمرر العينات خلال هذه المرشحات الفحمية التسعة بمعدل بطئ جدا لإزالة أى شوائب عطرية حتى يصبح الناتج النهائى - الڤودكا - عديم اللون والطعم والرائحة كلية .

الجِـــبْنْ Cheese

الجبن هو منتج غذائى يصنع من اللبن ويحتوى على دهن الزبد ، ولاكتوز ، وبروتينات الألبيومين والكازين ، والشرش المائى . يتجمع الكازين ليكون خثرة عندما يدفع للعمل بواسطة حمض أو بواسطة أى من الإنزيمين ببسين أو رينين . وفيما مضى كان يحصل على الرينين من معدة العجول الصغيرة ، ولكن لوحظ نقص كبير فى رينين العجول لأن عجولا قليلة تذبح فى حين يتزايد استهلاك الجبن . والفطريات تنتج إنزيمات خارجية ، تتضمن الرينين ، الذى يمكنه عمل

خثرة فى اللبن . وأصبحت الرينينات المأخوذة من الفطريات زائدة الأهمية فى تصنيع الجبن (أحد الفطريات الهامة تجاريا كمصدر للرينين هو المرض النباتى *Endothia parasitica*) (Sternberg, 1976) . والخثرة المتجمعة هى الجبن الجديد المتكون والتى تفصل من السائل المائى ؛ الشرش (يستخدم الشرش أحيانا كطبقة تحتية رخيصة لإنتاج خمائر غذائية) . . ويمكن أن يؤكل الجبن فى هذه الصورة عند تحضيره طازجا ، مثل جبن الماعز . وفى طريقة أخرى ، يجب أن يصفى الجبن من الماء أكثر من ذلك ، يضغط ، أو يطبخ كما فى إنتاج جِبَنْ إدام ، جودا ، تشيدار . وبعض الجبن تعامل بكائنات فطرية أو بكتيرية خاصة ، والتى ستكسبها مذاقا خاصا أثناء فترة الانضاج .

وتستخدم الفطريات لعمل الجبن من طرازين رئيسيين : (١) تلك التى من طراز كاممبرت (Camembert type) وهى لينة القوام وتغطى من الخارج بطبقة تتكون أثناء تعمير العفن (قشرة) ؛ (٢) وتلك الجبن النصف صلبة من طراز روكفور (Roquefort type) والتى توجد بها خطوطا وجيوبا مبطنة من العفن الأخضر المزرق .

جبن كاممبرت Camembert Cheese : صنعت جبن كاممبرت لأول مرة فى مستعمرة كاممبرت فى الشمال الغربى من فرنسا . يخثر اللبن بواسطة الرينين ؛ توضع الخثرة فى وعاء خشبى دائرى يسمح لها بالتخلص من الماء عبر الليل ثم تقلب ليسمح لها بالتخلص أكثر من الماء . وبعد ٢ – ٣ أيام ، تلف كل قطعة جبن فى ملح وترش بجراثيم الفطر *Penicillium camemberti* ، العفن الأبيض . تستخلص طبقة الملح الشرش من الخثرة وتكون غطاءاً لامعا من محلول ملحى الذى ينساب للخارج . يصبح الجبن متصلبا بعد هذا الاستخلاص ويكون

قشـرة . وأثناء هذه المراحل الأولية ، يتكون الجبن من خثرة حمضية محاطة بقشرة ملحية ، وكلاهما يثبط نمو البكتريا والفطر *Geotrichum candidum* . تنبت جراثيم الفطر *P. camemberti* ويخترق الميسليوم القشرة وفى النهاية تتكون الجراثيم على سطحها . وبعد أن يصبح الفطر *P. camemberti* جيد النمو ، فإنه يفرز إنزيمات محللة للبروتين داخل الخثرة التى تجعل الخثرة لينة وزبدية وينتج عن ذلك مذاقا متوسطا . تختفى الحموضة أيضا ؛ مما يسمح بنمو الفطر *G. candidum* والبكتريا أثناء المراحل المتأخرة من النضج ، وهكذا يضاف طعم الأمونيا . وتتطلب عملية النضج حوالى أربعة أسابيع فى غرف إنضاج تضبط على حرارة ١٠°م إلى ١٦° م ورطوبة نسبية بين ٨٦ ٪ ، ٨٨ ٪ (Thom, 1944) .

الجبن الروكيفورت Roquefort Cheese : يتأصل الجبن الروكفورت من منطقة تربية الأغنام المحيطة بروكفورت فى الجنوب من فرنسا . ويصنع هذا الجبن من لبن الضأن ، بينما شبيه به ؛ وهو الجبن الأزرق ، ينتج من لبن البقر فى الولايات المتحدة .

يخثر اللبن بالرينين عند درجات حرارة منخفضة ، وتقطع الخثرة إلى كتل صغيرة وتترك لطرد الماء حتى تصبح جافة ولا تختلط القطع بعضها كلية عند وضعها سويا . ترتب القطع مفككة فى الأوانى بحيث تظل جافة بينها شقوقا وقنوات . تلقح بعد ذلك بقطع خبز تحتوى على جراثيم الفطر *Penicillium roquforti* والذى كان قد نمى على الخبز . يبقى الجبن بعد ذلك عند درجات حرارة منخفضة ١٨° – ٢٠°م ورطوبة عالية (٨٠ ٪ إلى ٩٠ ٪) . وخلال الثلاثة إلى العشرة أيام التالية ، تؤخذ الخثرات الناضجة على فترات ، تغسل ، وتملح .

وبعد فترة التمليح ، يكون الجبن مثقبا بثقوب إضافية التى تسمح بتهوية كافية لكى ينمو الفطر على جميع أوجه الجبن . وتتطلب فترة الإنضاج شهرين وبعدها يصبح الجبن معدا للتسويق بعد تغليفه بطريقة تحول دون وصول الهواء للداخل .

وأثناء نموه فى الجبن ، يفرز الفطر إنزيمات هاضمة للبروتين والدهون . وينتج الطعم اللاذع والرائحة النفاذة المميزة للجبن الروكفورت من التحليل المائى للدهون وتحرر أحماضا دهنية ذات وزن جزيئى عالى (مثل كابريك ، كابرويك ، وكابريليك) .

الأطعمة الشرقية Oriental Foods

تعتبر الأطعمة المعاملة بالنمو الفطرى أو البكتيرى هى جزء من غذاء الإنسان منذ بداية تسجيل التاريخ . وهى واسعة الاستخدام بمزارع متباينة . وعادة يحسن النمو الميكروبى القوام ، المذاق ، والقيمة الغذائية للأطعمة كما يؤخر من تلفها . وهذه الأغذية المتخمرة ذات قيمة أعلى فى المزارع النائية حيث لا يملك الإنسان تيارا كهربائيا أو الأغذية المعدة تجاريا حيث تضيف متنوعا من الوجبات وذات عمر طويل مقارنة بتلك الغير متخمرة . ومثل هذه الأغذية يمكن أن تستخدم فى صورة مشروب ، أو صلصة خاصة ، خضروات ، أو مع اللحم أو الخبز . ويشيع استخدام هذه الأطعمة فى أفريقيا ، آسيا ، والشرق الأوسط . وفيما يلى سنذكر الأطعمة الشرقية بتفصيل أكثر .

فى اليابان وبلاد شرقية أخرى ، تعد كميات كبيرة من أطعمة مختلفة من فول الصويا ، القمح ، والأرز عن طريق عدم تنقية أو بالحقن السريع بأفراد من الميوكورات ، خمائر مختلفة ، والفطر *Aspergillus oryzae* (أحد أفراد الفطريات

الديتيرية) . وهذه الفطريات يمكن أن تستخدم مشتركة مع بعضها أو مشتركة مع بكتيريا لتغل منتجا غذائيا خاصا . والأطعمة من هذا النوع تشمل التمبه tempeh ، وهو غذاء صلب معد من الصويا المعاملة بنوع من جنس *Rhizopus* ؛ سوفو Sufu ، وهو جبن صينى يجهز من فول الصويا والفطر *Actinomucor elegans* والفطر *Mucar* spp. ؛ ميسو miso ، أو معجون فول الصويا ، الذى يجهز من الأرز وفول الصويا المخمرين بالفطرين , *Saccharomyces rouxii* *Aspergillus oryzae* ؛ وأخيرا شويو Shoyu ، أو صلصة الصويا المجهزة من فول الصويا والقمح بمساعدة الفطر *Aspergillus oryzae* وكائنات أخرى . وسنذكر إنتاج التمبه والشويو بتفصيل أكثر .

التمبــه Tempeh : التمبه طعام ينتج بكميات كبيرة فى إندونسيا ، جيونيا الجديدة ، وسورينام . وفى إعداد التمبه ، تغسل بذور فول الصويا وتنقع فى الماء عبر الليل . وفى اليوم التالى تزال أغلفة البذرة وتغلى الصويا المقشورة لمدة نصف ساعة ، يصفى الماء ، ثم تبرد . وعندما تبرد ، تلقح الصويا بجراثيم سلالة من جنس *Rhizopus* ، وعادة من الفطر *R. oligosporus* . وفى إندونسيا تتم عملية التلقيح بإضافة قطعا من تمبه سابقة أو من الغطاء المستخدم للتمبه السابقة . تغطى كميات صغيرة من الصويا الملقحة (حوالى ملء طبق بترى) بأوراق نبات وتربط بخيط سميك . تحفظ هذه الصويا عند درجة حرارة الغرفة لمدة ٢٤ ساعة تقريبا والتى يتخلل الفطر بذور الصويا لدرجة أنها تكون مطمورة داخل الميسليوم ويكونا متجانسين ويمكن استهلاك التمبه حديثة التجهيز بعد فترة الأربع وعشرين ساعة المذكورة ، وهى تجهز طازجة يوميا . ويمكن أن تقطع التمبه إلى شرائح رقيقة ، تطمر فى ماء مملح ، ثم تقلى فى زيت خضروات ؛ أو

تستخدم كلحم بارد (روستو) ؛ أو يمكن أن تقطع إلى مكعبات وتستخدم كلحم موضوع فى الشوربة .

وفول الصويا الغير معامل لا يكون لينا بما يكفى أثناء الطهى ويكون صعب الهضم ، ولكن بعد المعاملة السابقة سيكون من السهل هضمها كما سيكون لها مذاقا طيبا مرغوبا . وأثناء الفترة القصيرة للمعاملة ، يفرز الفطر كميات كبيرة من الإنزيمات الهاضمة للبروتين التى تكسر بروتين فول الصويا . والنسبة المئوية لكل من النيتروجين الصلب والنيتروجين الذائب تزداد خلال فترة نمو الفطر ، وبهذه الطريقة تصبح سهلة الهضم أثناء الإستهلاك . كما توجد أيضا زيادة فى الريبوفلافين ، نياسين ، ومحتوى فيتامين ب ١٢ ، بالرغم من تناقص الثيامين . (Hcssehine, 1956)

الشويو Shoyu : الشويو ، أو صلصة فول الصويا ، هى سائل بنى مستخدم فى عدد كبير من الأغذية فى الصين ، اليابان ، الفيليبين ، إندونسيا ، أوروبا ، والولايات المتحدة ؛ وهى تنتج فى كل هذه البلاد . ويمكن أن تصنع الشويو أثناء التحلل المائى الحمضى لبروتين فول الصويا مع حمض غير عضوى (مثل حمض الهيدروكلوريك) ، بواسطة التحليل المائى بالإنزيمات الفطرية أثناء فترة تخمر ، أو بالطريقتين معاً . وبالرغم من أن التصنيع يكون أسهل باستخدام حمض غير عضوى للتحليل المائى ، فإن الإنتاج يكون أقل من تلك المنتجة بإستخدام التخمر الفطرى .

واليابان هى الدولة صاحبة السبق فى إنتاج الشويو اليوم ، كما أن ٩٠ ٪ من الشويو المصنعة هناك يستخدم العمليات الفطرية سواء لفول الصويا المقشورة أو

بذورها بأكملها . وحيث أن ٧٥ ٪ من الشويو تصنع من دقيق فول الصويا المقشورة ، فسنناقش هذه الطريقة . تغسل بذور فول الصويا ، وتنقع فى الماء لمدة ١٥ ساعة عند درجة حرارة الغرفة ، ثم تعقم فى الأتوكلاف لمدة ساعة . وفى نفس الأثناء ينظف القمح ، ويغلى ، ثم يسحق ، أو تعامل ردة القمح بالبخار يخلط القمح وفول الصويا بعد ذلك بنسبة ٤٥ ٪ قمح ، ٥٥ ٪ صويا ؛ يبرد الخليط ويحقن بأحد الفطرين *Aspergillus oryzae* أو *A. soyae* . يوضع مخلوط الحبوب المتعفنة فى غرف ذات درجات حرارة ٢٥° م إلى ٣٥°م لمدة ٣ إلى ٤ أيام مع تقليب الحبوب مرتين على الأقل . وعند نهاية هذه الفترة ، توضع الحبوب فى خزانات كبيرة وتضاف إليها كمية مماثلة من ماء مالح . يظل الخليط المحقون فى هذه الخزانات لمدة ٣ - ٤ شهور إذا سخن أو لمدة عام إذا لم يسخن . يمرر هواء على الخليط من وقت لآخر . تنتج البكتيريا حمض اللاكتيك أثناء الجزء الأول من فترة التخمر . وفى نهاية التخمر ، تنتج الخمائر كحول إثيلى ، ثانى أكسيد كربون ، وحمض خليك . وفى النهاية توجد فترة شيخوخة ونسبة نشاط منخفضة . والكائنات الحية الدقيقة التى تحدث عمليتى التخمر الأخيرتين لا تضاف عن قصد وإنما توجد عشوائيا فى الطرق المستخدمة . وعند نهاية فترة التحضين ، يكبس الخليط فى صورة أقراص ، ويستخلص السائل فى هيئة "شويو" ، والذى تجرى له عملية بسترة لتحطيم أى كائنات حية دقيقة وإنزيمات توجد (Hesseltine, 1965) .

الإنتاج الصناعى واستخدام نواتج الأيض الفطرية

Industerial Production and Utilization of Fungus Metabolites

فى الجزء السابق ، لوحظ أن بعض نواتج الأيض الفطرية تدخل فى عمليات تصنيع الغذاء وتغير نكهة وتركيب الأطعمة التى تستخدم كوسط لنمو الفطريات . والكثير من نواتج الأيض الفطرية مفيدة فى حد ذاتها ولذلك تفصل من الطبقة التحتية للاستخدامات الأخرى فى شكلها النقى . والمنتجات الفطرية المستخدمة تجاريا تتضمن الأحماض العضوية ، الكحول ، المضادات الحيوية ، الأصباغ ، الڤيتامينات ، والإنزيمات . وتوجد قائمة أشمل لها فى جدول (١) . كما تستخدم الفطريات أيضا لتحويل الستيرودات من صورة لأخرى ، وكمصدر مباشر للقلويدات التى تحتويها .

وتخلق نواتج الأيض حيويا خلال مسارات مختلفة ، وكما نتوقع ، فلا توجد حالة فردية ثابتة للظروف البيئية أو المواد الغذائية السائدة أثناء فترة التخليق التجارى . وبالإضافة ؛ فإن فطرا واحد يستطيع أن ينتج عدة نواتج أيضية . ويتم تحديد المنتج المطلوب بدفع الفطر لمسار أيضى معين دون غيره . ويحدث ذلك عن طريق ضبط درجة الحموضة فتعمل بعض الإنزيمات طبيعيا فى حين يتم تثبيط لغيرها ، أو بإضافة موادا تضاد إنزيمات معينة فقط ، أو بإضافة مواد غذائية أو بتثبيت الظروف البيئية بحيث لا تناسب النمو وبذلك تتحول طاقة الفطر لإنتاج المنتجات الجانبية بدلا من تمثيل الغذاء فى بروتوبلازمة ، أو أخيرا بإضافة الأدلة التى تناسب مسارات معينة .

جدول رقم (١) : ناتجات أيض فطرية هامة تجاريا

الناتج الأيضى	ينتج بواسطة	الاستعمال
الأحماض العضوية		
الستريك	*Aspergillus* spp. وخاصة *A. niger*	تصنيع السترات ؛ مكسبات طعم، فى الحبر ؛ فى الصباغة ؛ وفى تفضيض المرايا .
حمض الجلوتاميك	*Aspergillus niger*	طبيا – يزيد إذابة الكالسيوم عندما يرتبط كملح ؛ تصنيع معجون الأسنان .
حمض إيتاكونيك	*Aspergillus terreus*	صناعة البلاستيكات .
الكحولات		
كحول الايثايل	الخمائر	مذيبات ؛ المادة الخام لصناعة الإثير ، الاسترات ، حمض الخليك ، تخليق المطاط .
الجليسرول	*Saccharomyces cervisiae*	المفرقعات .
الدهون	الخمائر، *Penicillium* spp.	الصابون ؛ صناعة الأغذية (تفيد . وقت نقص الغذاء) .
المضادات الحيوية		
جريسوفلفين	*Penicillum griseofulvum*	مضاد حيوى يعطى بالفم وموضعيا .
البنسلين	*Penicillium chrysogenum*	مضاد حيوى يعطى بالفم وبالحقن
الـــدواء		
إفيدرين – ١	الخمائر	لعلاج ضيق التنفس ؛ فعال كنقط للأنف والاستنشاق .

تابع – جدول رقم (١) : ناتجات أيض فطرية هامة تجاريا

الفيتامينات ، المصبغات وعوامل النمو		
فيتامينات ب	الخمائر	إمداد غذائى أو علاج طبى
الريبوفلافين	*Ashbya gossypii* *Eremothecium ashbyii*	إمداد غذائى أو علاج طبى
الجبريلين	*Fusarium moniliforme*	مادة منظمة للنمو (النباتات الوعائية)
بيتا كاروتين	*Blakeslea trispora*	تحضير فيتامين أ ؛ مادة ملونة للمرجرين الأطعمة المجهزة .
الأنزيمـــات		
أميليز	*Aspergillus* Spp.	تحليل النشا للتخمر الحكولى ؛ إزالة النشا فى اعداد أو تصنيع الطعام ؛ تحويل النشا إلى مواد أبسط .
رينين	*Endothia parasitica,* *Mucor* spp.	تخثر اللبن فى صناعة الجبن
إنفرتيز	*Saccharomyces cerevisiae*	إنتاج العسل الصناعى وتحويل السكر
الانزيمات البكتينية	*Penicillium* spp.	معالجة عصير الفواكه لازالة العكارة ؛ إزالة البكتينات قبل تركيز العصائر .
البروتييز	*Aspergillus* spp., *Penicillium roqueforti,* *Agaricus campestris,* *Cantharellus cibarius.*	تصنيع الغذاء .

الطرق المتبعة فى الفطريات الصناعية

Methods Involed in Industrial Mycology

دراسات إرشادية Pilot Studies

إن التخطيط الأولى لعمل كبير يتطلب تحديد الظروف الملائمة لإنتاج المادة المطلوبة قبل البدء على نطاق واسع . والخطوات الأولى هى اختبارات السلالة الفطرية الملائمة وتحديد الدرجات المثلى من التهوية ، الحرارة ، الحموضة والاحتياجات الغذائية . يتبع هذا المخطط المعملى البسيط ، الخطوة التالية وهى التوسع فى المعمل والتحقق من الطريقة النباتية المقترحة . والطرق المعملية الموسعة قد تثبت أولا تثبت نجاح الظروف المثلى المتبعة فى الإختبار المعملى الأولى والتى قد تكون غير ملائمة للعمليات الأكبر وإذا كانت طرق التخطيط المعملى الموسع ناجحة ، تختبر الطريقة بعد ذلك على بناء إرشادى واحد حيث يحدد ما إذا كان النجاح مستمرا تحت الظروف التصنيعية ؛ وأخيرا ينفذ الإنتاج الصناعى بكامل طاقته (Gray, 1959) .

أوعية المزارع Culture Vessels

فى المخطط الكامل للإنتاج الصناعى ، تنمى المزارع عادة فى عديد من الأحواض الضحلة أو فى خزانات تتسع لآلاف الليترات . تملأ الأحواض الضحلة ببيئة سائلة ، وتلقح بالفطر ، وتوضع جانبا لفترة الحضانة . والغرض من الأحواض الضحلة هو السماح بالحد الأقصى لميسليوم الفطر لأن يتعرض للهواء ، وهو مفيد فى الكائنات بدرجة عالية . ومن السلبيات الخطيرة لهذه الطريقة هى أنه إذا كان الفطر يستفيد من تعرضه للهواء ، فإن الحوض يجب أن

يظل بلا غطاء ، وبذلك ينشأ خطر كبير من التلوث . ينمو الفطر كحصيرة على سطح البيئة . ومن الكائنات التى تستفيد بزراعتها على مسطحات ضحلة محبة جدا للهواء ولكنها أيضا لا تستطيع النمو السريع بسبب الكائنات الملوثة أو قد يكون لها نواتج أيض جانبية لا تهضمها الكائنات الملوثة ؛ ولذا تجب الحيطة .

وتستخدم أوعية فخارية كبيرة ، خشبية ، أو خزانات معدنية على نطاق واسع للمزارع فى التصنيع . ويمكن ترك هذه الخزانات مفتوحة إذا كان الفطر المستخدم يهيء ظروفا غير ملائمة لنمو كائنات التلوث ؛ فمثلا ، فى إنتاج الكحول ، تصبح البيئة لا هوائية سريعا وهى بذلك لا تكون ملائمة لنمو الملوثات الهوائية . أما إذا كان إحتمال التلوث قائما ، فيجب تغطية الخزانات . وسواء كانت الظروف المطلوب سيادتها هوائية أو لا هوائية ، فيجب تغطية الخزانات . فإذا كانت الظروف الهوائية مطلوبة ، يجب ضخ الهواء فى الخزان أو البيئة . أما إذا كانت الظروف اللاهوائية ضرورية ، فإن البيئة فى الخزان المغلق لا يجب كشفها أو ضخ هواء بها . وتحت هذه الظروف ، ينمو الفطر فى صورة ميسليوم مطمور .

وإذا كان هذا هو المطلوب ، فإن طريقة الخزان المطمور يجب أن تستخدم لأنها ذات أفضليات عن طريقة الأحواض (والطرق الشائعة الأخرى الأقل كفاءة) . توضع آلاف اللترات مرة واحدة فى الخزان ، مما يوفر تكلفة الأيدى العاملة وييسط العملية ككل . ومعدل الأيض وغلة المنتج ستكون أكثر إذا كان ميسليوم الفطر يسبح فى بيئة متجددة تجعل المواد الغذائية دائما متاحة للفطر .

البيئة (الوسط الغذائى) Medium

عند التخطيط لبيئة للعمليات التصنيعية ، فإن الاعتبارات الأولى تكون لتكلفتها وفعاليتها للعملية المطلوبة . والبيئة الجيدة لا تكون مكلفة وتتكون من مصدر كربونى رخيص (مثل المولاس ، الذى يحتوى على الجلوكوز) ومصدر نيتروجينى رخيص (مثل الأمونيا) . ويجب إضافة الڤيتامينات أو الأحماض الأمينية النقية التى تتآلف مع احتياجات الكائن المطلوب . وإذا لم ينم الكائن جيدا على بيئة من الطراز المذكور ، بسبب إحتياجاته الغذائية المعقدة ، فيجب إضافة مواد حيوية رخيصة إلى البيئة أو استخدامها نفسها . وهذه الإضافات الحيوية يمكن أن تكون درجات من مركزات الذرة ، المولت ، زيت السمك ، أو النواتج الذاتية للخميرة . وتستخدم إضافات أخرى للتحكم فى درجة الحموضة أو لتوجيه تفاعل التخليق الحيوى .

وتصاحب بعض النواتج النمو الفطرى النشط والكائن السليم . وللحصول على مثل هذه النواتج ، تتكون البيئة بحيث يأخذ الحد الأقصى للنمو محلة ، ويؤخذ الناتج عندما يبدأ النمو الفطرى فى التناقص . وإذا كان الوضع عكسيا ولم يصاحب النمو الجيد الإنتاج الوفير من المنتج ، فيجب أن تتكون البيئة من مواد تحد النمو عن طريق آثار معدنية ، درجة حموضة غير مناسبة ، مصادر نيتروجينية غير مناسبة ، ولكن ليس بواسطة الكربون . ففى هذه الحالة الأخيرة ، قد يكون مطلوبا زيادة مواد غذائية فى البيئة بعد تدهور النمو للامداد بالكربون والطاقة لتخليق المنتج (Weinshank and Garver, 1967) .

ويجب تعقيم البيئة فقط عندما نلاحظ أن كائنا ملوثا سينمو بقوة ، كما يتم

تعقيم المواد الإضافية التى يعتقد أنها مصادر كبيرة للتلوث . وإذا توفرت ظروفا سمية ، يجب تعقيم الوعاء والبيئة معا إذا كانت أوعية صغيرة هى التى تستخدم . وفى حالات الخزانات الكبيرة ، يعقم الخزان بالبخار وهو فارغ وتعقم البيئة بالبخار أثناء ضخها فى الخزان . ويمكن استخدام المعقمات الكيميائية (مثل الأوزون ، أكسيد الإيثيلين ، أو الفورمالدهيد) للمواد التى لا يمكن تعقيمها بالحرارة .

يجهز اللقاح من المزارع المحفوظة ويتضمن زراعة الكائن فى أوعية متتالية يكبر حجمها تدريجيا ويزرع على مرحلتين أو ثلاثة مراحل فى المعمل ، يتبعها مرحلة إلى ثلاث مراحل فى خزانات متزايدة الحجم حتي نحصل على الخلايا الكافية لتلقيح الخزان النهائى الذى سيتم فيه الإنتاج الفعلى . وتختلف كمية اللقاح من ١ ٪ إلى ٢٠ ٪ من حجم خزان الإنتاج . والغرض هو إضافة خلايا سليمة كافية بحيث يكون النمو وبناء خلايا سليمة فى الخزان بأسرع ما يمكن ، وبهذه الطريقة نختزل قدر الإمكان الوقت اللازم لإنتاج المنتج .

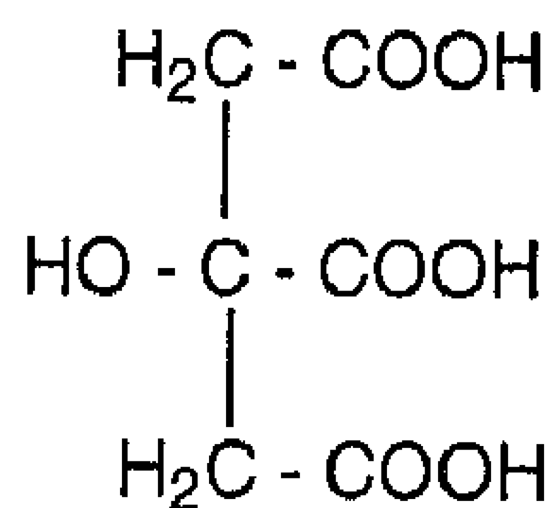
وقد نحتاج للتحكم فى عدد من العوامل أثناء الزراعة فى الخزان الكبير . فقد تكون التهوية مطلوبة ، وإذا كان الأمر كذلك ، يجب ضخ هواء سبق تعقيمه بالترشيح إلى داخل الخزان ، أو يقلب فى البيئة ميكانيكيا . والكائنات النشطة فى التمثيل الغذائى تطلق حرارة (كبيرة جداً لدرجة تصل ٢٠٠٠ كالورى / ١ جم خميرة جافة) ، وفى كثير من العمليات يتم التحكم فى هذه الحرارة المرتفعة بأنابيب تبريد داخل جدار الخزان أو داخل الوعاء . ويتم التحكم فى درجة الحموضة عادة عن طريق القياس المستمر وإضافة المواد المنظمة اللازمة .

وعند إكتمال فترة التحضين ، تفصل الخلايا بالترشيح ، ويفصل المنتج بالتقطير أو بعمليات كيميائية .

سنناقش بالتفصيل ثلاث عمليات تصنيعية . إثنتين تعتبران من أكثر نواتج الأيض الفطرية إتساعا وهى حمض الستريك (حمض عضوى) والبنسلين (مضاد حيوى) . وكلاهما يحتاج تهوية عالية ، والأخير يتطلب تحكما دقيقا . أما كحول الإيثايل فهو يخدم كمثال لعملية لا تحتاج للهواء ولا التحكم الدقيق .

حمض الستريك Citric Acid

إن أهم حمض عضوى ينتج بواسطة الفطريات هو حمض الستريك (شكل ١٥٠) . وهو يستخدم تجاريا كمكسبات طعم فى المشروبات والأطعمة ، خاصة فى المخاليط الجافة مثل الجيلاتين وفى مساحيق أو أقراص الشراب ، وكذلك كحمض أساسى فى تحضير المشروبات الخفيفة ، الحلويات ، المربات ، الجيلى ، الفواكة المحفوظة فى السكر ، النبيذ ، والفواكة المجمدة . وحمض الستريك يتم تمثيله بسرعة وتقريبا كلية فى جسم الإنسان وله استخدامات صيدلانية واسعة . وهذه تشمل اشتراكه فى منتجات الحقن وكملح سترات ينقل عن طريق الدم . ويستخدم حمض الستريك كذلك فى صناعة اللوسيونات ، لضبط درجة الحموضة ، فى صبغات الشعر وتحضيرات تثبيت الشعر ، فى الصفائح الكهربائية ، فى دبغ الجلود ، ولإعادة تنشيط آبار النفط القديمة حيث تكون ثقوب الرمال سدت بالحديد



شكل (١٥٠) : حمض الستريك

وكان حمض الستريك ينتج أساسا من سترات الكالسيوم التى نحصل عليها من الليمون . أما طرق إنتاج حمض الستريك من الأيض الفطرى فقد قدمت إلى الولايات المتحدة عام ١٩٢٣ ، والأن ينتج كل حمض الستريك بواسطة الفطريات . وفى الولايات المتحدة وأوروبا عام ١٩٧٩ ، كان الإنتاج السنوى من حمض الستريك أكثر من ١٠٠ مليون كيلوجراما (Lockwood, 1979) .

إنتاج حمض الستريك Citric Acid Production

ينتج حمض الستريك تجاريا بإنتخاب سلالة من الفطر *Aspergillus niger* تنتج هذا الحمض بنشاط تحت ظروف معينة . وأكثر هذه الظروف أهمية هى استخدام بيئة تنقصها بعض العناصر المعدنية الضرورية (خاصة المنجنيز ، الحديد ، أو الزنك) ، وكذلك الظروف التى تحد النمو بصفة عامة .

وفى إنتاج حمض الستريك ، يجب أن ينمى الفطر *A . niger* على أسطح أحواض ضحلة أو كميسليوم مطمور فى خزانات كبيرة مهواه (شكل ١٥١) . وقد أستخدمت مزارع الأمراض الضحلة بإتساع كبير ولكن حل محلها الآن مزارع الخزانات الأكثر فعالية . والمواد والطرق المطلوبة لكل من مزارع الأحواض الضحلة أو الخزانات متشابهة بصفة عامة ، بالرغم من أنه فى العملية الكبيرة توجد تفاصيل دقيقة مختلفة تتحكم فى نجاح العملية . ويجب تنقية مصدر الكربوهيدرات أو السكروز الخام ، عصير السوق ، أو مولاس البنجر . ويعتبر مولاس البنجر أقل المصادر الكربوهيدراتية تكلفة ، ولكنه يحتوى على أيونات معدنية عالية المحتوى والتى تتسبب فى الإنتاج المنخفضة من حمض الستريك . وقد أستخدم مولاس البنجر كثيرا فى تقنية الأحواض ، بالرغم من أن السكروز النقى أو العصائر عالية التكرير تعطى إنتاجا أكثر فى مزارع الخزانات المطمورة . تزال الكاتيونات المعدنية من مصدر الكربوهيدرات باستخدام عمليات

مخزن العصير
مرشح
تبادل كاتيونى
معدل حرارى
تخمر
خزان إضافى
مرشح
ميسليوم
إضافة جير
إضافة جير
مرشح
H_2SO_4
بيرة إزالة فاقد
تحميض
مرشح
$CaSO_4$
كربون
مرشح
تكوين بللورات بالتبخير
طرد مركزى
مجفف
خزان الناتج

شكل (١٥١) : الإنتاج التجارى لحمض الستريك

إستبدال الكاتيونات وامتصاصها كهربائيا أو (فى حالة مولاس البنجر) باستخدام سيانيد الحديديك . وعن المزرعة المطمورة ، فهى هامة بصفة خاصة لجعل الوسط به نقص فى المنجنيز والحديد . تخفف الكربوهيدرات إلى تركيز حوالى ٢٠ ٪ – ٢٥ ٪ – ويثبط تركيز السكر العالى هذا تكوين أى أحماض غير حمض الستريك . ويتطلب إنتاج حمض الستريك درجة حموضة منخفضة (pH) ، ويضاف حمض الهيدروكلوريك البيئة لاختزال درجة حموضتها إلى حوالى ٢ – ٥ pH عندما تنبت جراثيم اللقاح . وفى الخزانات ، يحتفظ بدرجة الحموضة أسفل ٥ر٣ pH وتضاف أملاح الأمونيا أو اليوريا للأمداد بالنيتروجين . وفى مزارع الخزانات ، يجب إضافه نحاس أو أيونات عضوية كمضادات للحديد وتساعد فى التحكم فى النمو الميسليومى والذى يزيد من إنتاج حمض الستريك . تلقح البيئة المجهزة بجراثيم من مزارع محفوظة . والظروف الهوائية العالية مطلوبة ، وتتم عملية التهوية فى المزارع المطمورة بضخ هواء معقم مع التقليب . وأثناء فترة التحضين ، يجب أن تثبت درجات الحرارة بين ٢٥° ، ٣٠° . وفترة التحضين تتطلب دورة مدتها ٧ – ١٠ أيام .

وعند أكتمال دورة التحضين ، يبدأ حصاد حمض الستريك . يضاف الجير إلى المزرعة للتخلص من حمض الأكساليك المتكون ، ويرشح الميسليوم وأكسالات الكالسيوم . ويجب إجراء ترشيح آخر لتنقية البيئة . يضاف قليل من هيدروكسيد الكالسيوم $Ca(OH)_2$ ليكون سترات الكالسيوم ، الذى ينزع خارجا . ترشح سترات الكالسيوم وتعامل بعد ذلك بحمض الكبريتيك الذى يتحد مع الكالسيوم . ينقى محلول حمض الستريك المخفف بمعالجته بالكربون ويركز بتمريرات متتابعة خلال تبادل كاتيونى – أنيونى . يبخر محلول حمض الستريك النقى ، فيترك خلفه بللورات من حمض الستريك ، والتى تنقى بعد ذلك بتخليصها من الماء .

ميكانيكية تكوين حمض الستريك Mechanism of Citric Acid Formation

كما سبقت الإشارة فى الفصل الثانى ، فإن حمض الستريك هو حمض عضوى أساسى ينتج فى دورة حمض الستريك (CA) . ورغم أن مسارات وتحولات عديدة قد أقترحت بخصوص التخليق الحيوى لحمض الستريك وتراكمه تحت ظروف محددة ، إلا أن الاقتراحات الحديثة تشير إلى أن الأصل المحتمل لحمض الستريك هو من دورة حمض الستريك مباشرة . وعندما يكون الميسليوم ناميا بنشاط ، فإن حمض الستريك ينتج كمركب وسطى فى دورة (CA) ؛ وأبعد من ذلك فإنه يغير مواد التخليق الحيوى أو تنطلق طاقة . وعن العملية التصنيعية ، تكون الظروف المزرعية ذات التأثير المثبط لنمو الفطر مطلوبة ، وبذلك يتم تثبيط لدورة حمض الستريك نفسها أو وقفها عن طريق التثبيط الإنزيمى بدرجة الحموضة المنخفضة أو بواسطة مثبطات إنزيمية خاصة مثل أيونات النحاس . والتخليق الحيوى المؤدى إلى تكوين حمض الستريك لا يحدث له تثبيط ، بينما العمليات التى تشمل تحولاته هى التى تثبط ، وبالتالى يكون تراكم حمض الستريك الناتج «كثيراً جدا» .

وأثناء إنتاج حمض الستريك ، يتزايد نشاط الإنزيمات المكثفة (التى تعمل على تكثيف أسيتيل مرافق أتزيم أ وحمض الأكسالوأسيتيك إلى حمض الستريك) ، بينما تختفى أنشطة إنزيمى أيزوستريك ديهيدروجينيز وأكونيتيز . ويتحكم إنزيم أكونيتيز فى التخليق الحيوى لحمض أيزوستريك من حمض الستريك ، وبالمقابل يتوسط إنزيم أيزستريك ديهيدروجينيز لنزع الهيدروجين فينتج حمض أكسالوسكسنيك من حمض أيزو ستريك . وقد تأكد أن وقف نشاط الإنزيمين الأخيرين هو المسئول عن تجمع حمض الستريك .

الكحول Alcohol

إن إنتاج كحول الإيثايل كمنتج نهائى للتخمر اللاهوائى هو أقدم عملية تصنيعية عرفت باستخدام الفطريات (فى نصوص إنتاج البيرة والنبيذ) . وكما هو متوقع ، يمكن استخدام عمليات تماثل تلك المستخدمة فى صناعة المشروبات الكحولية للحصول على كحول إيثايل نقى للاستخدام كمذيب أو للأغراض الصناعية الأخرى . وحتى عام ١٩٣٠ كان تخمر المولاس يمثل ٧٥ ٪ من إنتاج الكحول الصناعى . وكانت بيئة المولاس مكلفة كما ظهر نقص فى أمداداتها . ولعدة سنوات (خلال الستينات ١٩٦٠) أمكن إنتاج الكحول بتكلفة أقل من البترول بطرق كيميائية ، وقل الإنتاج الفطرى للكحول الصناعى لدرجة أقل من ٢٥ ٪ من الكحول الذى كان يصنع بإستخدام الخميرة . وفى أوائل السبعينات (١٩٧٠) تجدد الأهتمام بتصنيع الكحول من طبقات تحتية رخيصة . وذلك بسبب ارتفاع التكاليف ونقص الأمدادات من البتروكيماويات مما جعل عملية التخمر بديلا جذابا . ولإنتاج الكحول الصناعى ، فإن أى طبقة تحتية يمكن أن تتخمر إلى كحول يمكن استخدامها ، وبعض الدول أو المناطق تستخدم المنتجات التالفة أو نفايات المحاصيل التى تنتج محليا لصناعة الكحول . فعلى سبيل المثال ، ينتج الكحول من سكر القصب فى الهند وكوبا ، بينما تعتبر الحبوب من أهم مصادر إنتاجه فى أستراليا وجنوب أفريقيا (Builock, 1979) .

وينتج الكثير من الكحول الصناعى بواسطة تخمر المخلفات الصناعية . وتشمل المخلفات الصناعية التى يمكن أن تتخمر سوائل السلفيت ، وهى أى مادة سائلة تتخلف عن صناعة السليلوز أو لب الورق من الخشب . وتحتوى هذه السوائل على سكريات ومواد عضوية أخرى (تقدر بأكثر من نصف وزن الخشب

الأصلى) وكثير من المواد الكيميائية غير العضوية المستخدمة فى إستخرا اللب ؛ ولذلك شاعت أهميتها الاقتصادية لهذا الغرض . وإذا كانت سوائل السفليت هذه تخرج فى تيارات سهلة ، فتكون السوائل الخام فى وضع حرج لأن سوائل السفليت تفرغ الأمداد الأكسيجينى . ولهذه الأسباب ، يشترك مع إنتاج اللب والورق برنامج متكامل للتخمر الكحولى للتخلص من مخلفاتهما .

وإنتاج الكحول الصناعى من سائل السفليت يمكن أن يتم باستخدام عملية Ekström ، التى هى كالتالى : تجمع سوائل السفليت الساخنة ، تعادل بحجر الجير ، وتقلب بالبخار . يسمح للشوائب الصلبة بالترسيب ثم يبرد السائل بعد ذلك لحوالى ٣٠°م . تضاف الخميرة والمواد الغذائية (مثل كبريتات الأمونيوم أو حمض الفوسفوريك) ويخمر السائل فى خزانات . وعند نهاية فترة التخمر يحتوى الوسط على حوالى ١ ٪ كحول بالحجم . يحرر من ثانى أكسيد الكربون ، ويركز الكحول بالتقطير حتى ينتج كحول ٩٥ ٪ . وينتج حوالى ١١ لترا من كحول ٩٥ ٪ من ١٠٠٠ لتر سائل سفليت .

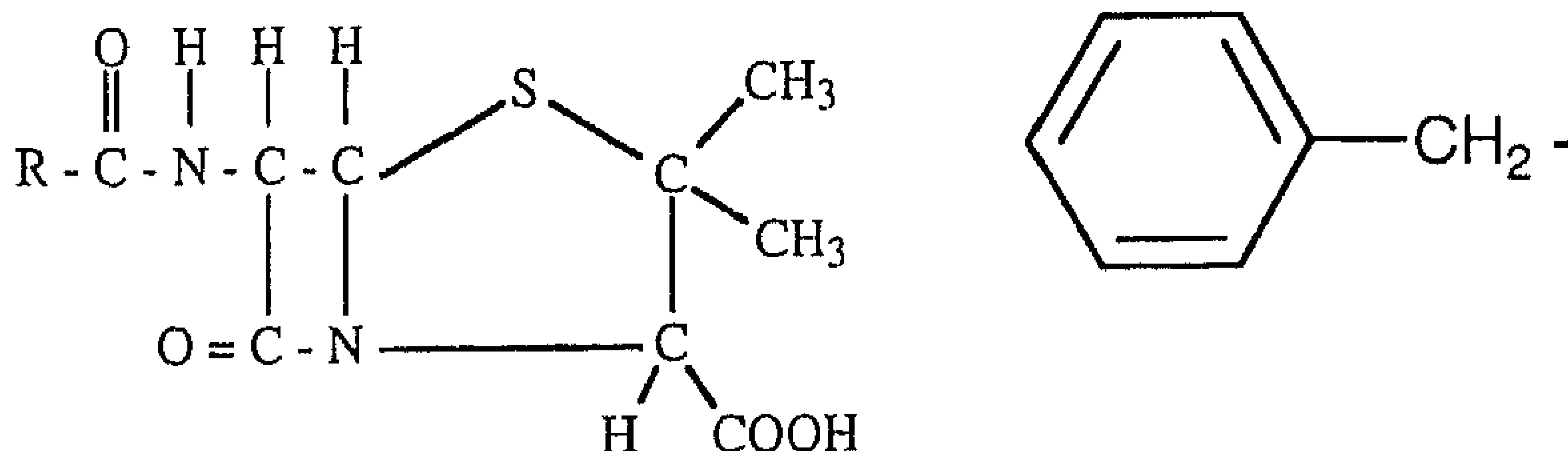
البنسلين Penicillin

يعتبر إنتاج المضادات الحيوية (مركبات تضاد البكتريا أو تضاد الفطر) أحد أكبر وأهم الصناعات الميكروبيولوجية فى الولايات المتحدة . ففى عام ١٩٧٩ ، كانت قيمة المنتج من المضادات الحيوية من البكتريا والفطريات أكثر من بليون دولار أمريكى وأكثر من ١٠٠,٠٠٠ طن تنتج سنويا فى جميع أنحاء العالم (Perlman, 1979) . ودور المضادات الحيوية فى بيئة الفطريات نوقشت فى الفصل الخامس .

وبدأ الاهتمام باستخدام المضادات الحيوية فى الأدوية عام ١٩٢٩ عندما وجد ألكسندر فليمنج Alexander Fleming أن عفنا قد لوث مزارعه البكيتيرية المرضة ، *Staphylococcus aureus* ، وقتل البكتيريا القريبة منه تاركا حلقة من بكتريا متحللة . وكان العفن من جنس *Penicillium* (ثبت أخيرا أنه *P. notatum*) . وأطلق فليمنج اسم بنسلين Penicillin على الجزء المتحلل غير المعرف وتحقق من قيمة البنسلين كمادة علاجية . وأجرى عملا إضافيا بسيطا لأن المنتج كان قليلا وعملية إنتاج البنسلين كانت صعبة (Fleming, 1929) . وحتى الحرب العالمية الثانية لم ينتج كمادة دوائية حيث كانت تقنيات الإنتاج الموسع وتكرير البنسلين غير متقدمة .

والبنسلين ليس فقط هو الذى أثار الاهتمام وفتح المجال لتصنيع المضاد الحيوى ، بل لا يزال البنسلين هو أكثر المضادات الحيوية استخداما للآن ؛ فهو العلاج الذى يختار عندما تتسبب الإصابة عن كائن حساس له . والبنسلين فعال ضد البكتيريا الموجبة لصبغة جرام وبعض الفيروسات الكبيرة والركتسيا . ويمكن تناول البنسلين عن طريق الفم أو الحقن فى الوريد أو العضلات . وإذا أخذ البنسلين عن طريق الفم ، يجب أن تكون الجرعة خمسة أضعاف المعطاه عن طريق الحقن لأن البنسلين يتحطم جزئيا فى القناة الهضمية ولا يمتص كلية .

والبنسلين هو إسم عام يعطى لمجموعة كاملة من المضادات الحيوية ذات الصلة فى التركيب . وتنتج معظم البنسيلينات بواسطة أنواع من جنس *Penicillium* ؛ بينما البعض الآخر يكون نصف تخليقى . والبنسلينات التى تحدث طبيعيا هى ذات التركيب البنائى التالى وتختلف فى مجاميعها الألكيلية . والتركيب البنائى ومجموعة الألكيل لأكثر أنواع البنسلين المستخدمة (بنسلين ج) هو كما فى شكل (١٥٣) .

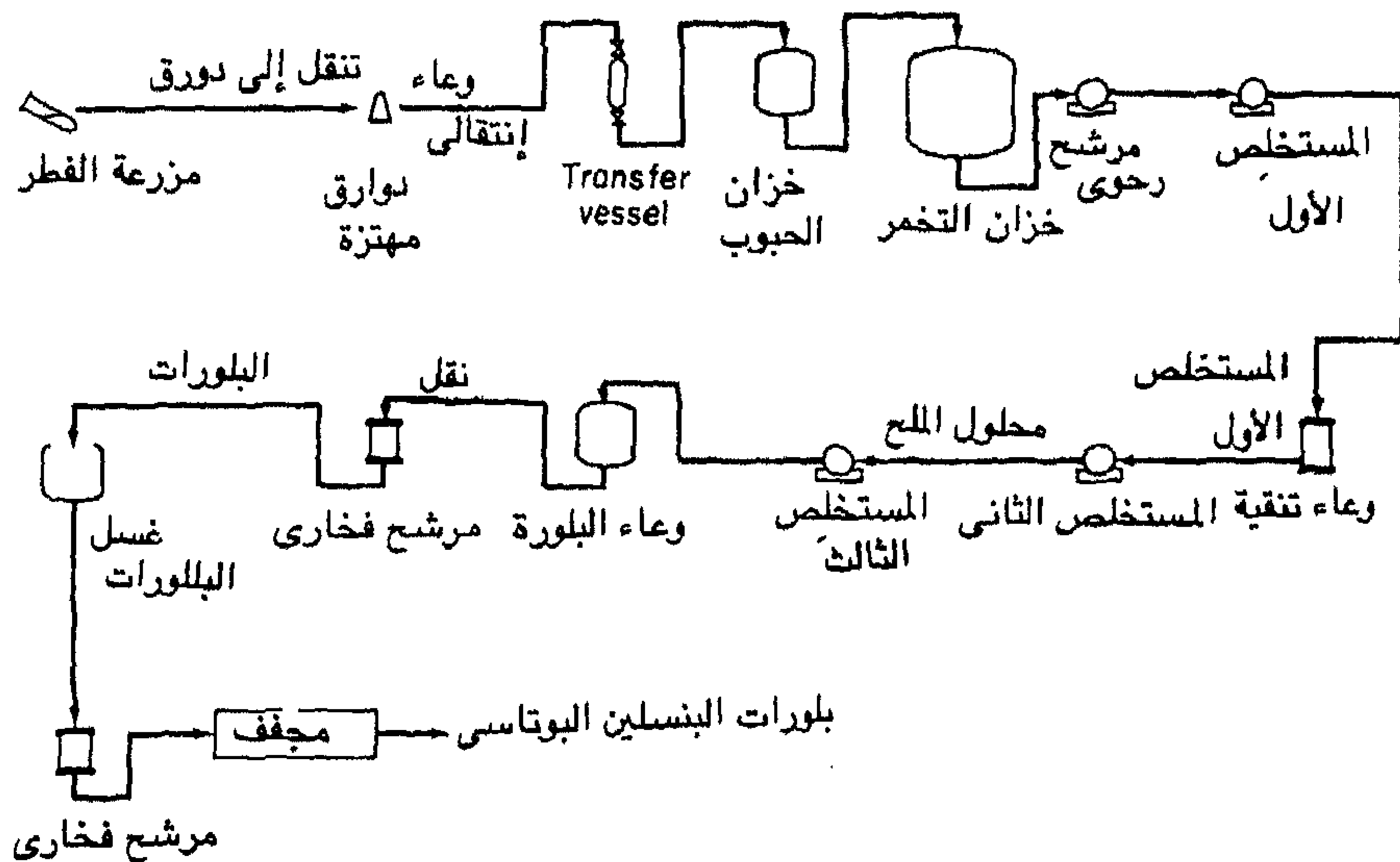


شكل (١٥٢) : التركيب البنائى للبنسلين . بنسلين – ج سيملك الوضع الجذرى الموضح بشكل مجموعة الألكيل .

إنتاج البنسلين Penicillin Production

إن السلالة الأصلية من الفطر *P. notatum* المعزولة بواسطة فليمنج تعطى إنتاجا قليلا من البنسلين وكذلك سلالات عديدة أختبرت تباعا . وأخيرا عزلت سلالة من الفطر *P. chrysogenum* من كانتالوب متعفن بواسطة Raper and Alexander (1945) ووجد أنها تعطى إنتاجا كبيرا من البنسلين . شععت السلالة ، ونتجت عن ذلك طفرة تغل بنسلينا أكثر من الأصلية . بالتشعيع المتتابع للطفرات عالية الإنتاج وانتخاب الطفرات ذات القابلية للإنتاج العالى من البنسلين ، ظهرت الطفرات التجارية الحالية التى يمكنها أن تنتج أكثر من١٨٠ ضعفا لما تنتجه العزلة الأصلية بفضل برامج التربية .

ينتج البنسلين فى مزارع خزانات مطمورة مستخدمين سلالة منتخبة من الفطر *P. chrysogenum* (شكل ١٥٣) . وتركيب البيئة يعتبر من الاهتمامات الأولى لإنتاج محصول جيد . والبيئة التى تعطى محصولا جيدا من البنسلين هى سائل منقوع الذرة ، وهى مادة رخيصة تؤخذ من النواتج الجانبية لتصنيع نشا الذرة .



شكل (١٥٣) : الانتاج التجارى للبنسلين

وسائل منقوع الذرة هو مركز لمحلول مائى (أساسا مركبات نيتروجينية) من حبوب الذرة . وهذه المركبات النيتروجينية ذات أهمية كبرى للإنتاج الجيد من البنسلين . والكربوهيدرات الأساسى فى سائل منقوع الذرة هو اللاكتوز ، الذى يعتبر أفضل مصدر كربونى لإنتاج البنسلين حيث يتم تمثيلها ببطء ، مما يعطى الفطر مصدرا كربونيا ثابتا لفترة كبيرة من الوقت ولا يؤدى إلى تراكم الأحماض العضوية . والجزيئات المميزة (فيناثيل أمين و فينيل أنين) والمطلوبة لأنتاج البنسلين توجد فى سائل منقوع الذرة .

يوضع حوالى ٣٠,٠٠٠ لترا من البيئة فى خزان ، تعقم ، وتلقح بمعلق جراثيم من الفطر *P. chrysogenum* . وأثناء فترة التحضين ، تهوى البيئة بهواء معقم

وتقلب . ويهيأ الخزان بحيث يسمح بالإضافات المستمرة من محاليل الجلوكوز ، هيدروكسيد الصوديوم ، وحمض الكبريتيك وذلك للأبقاء على درجة الحموضة بين ٦ر٦ ، ٤ر٧ . وكذلك توجد أنابيب تبريد للمحافظة على درجة الحرارة بين ٢٣° ، ٢٥° ، ومهيأة بغرض ضخ عوامل مضادة للفقاعات ، ومضخات لإضافة هذه الأشياء . وأشهر المواد المستخدمة كمؤشر إنتاج هى فينيل حمض الخليك المطلوب للبنسلين ج ، ولكن موادا أخرى يمكن أضافتها فى صورة ملح ، أميد ، أو أستر للحمض المطلوب وذلك لإنتاج بنسلين يحمل المجموعة المميزة المطلوبة .

وفى البداية ، ينمو الميسليوم بنشاط ويستهلك حمض اللاكتيك ومركبات النيتروجين العضوية كمصادر للكربون . وتتكون الأمونيا أثناء تحطم هذه المركبات . وبعد استهلاك المركبات النيتروجينية الجاهزة المتاحة يستهلك الفطر بعد ذلك اللاكتوز كمصدر كربونى ويصبح النمو أبطأ . ويتم تمثيل الأمونيا فى ذلك الوقت بنشاط وتنخفض درجة الحموضة . ويتزامن الانتاج النشط للبنسلين مع مرحلة استهلاك اللاكتوز والأمونيا وتزيد إضافة الجلوكوز من استهلاك الأمونيا ، وبذلك يزداد انتاج البنسلين . ويقل انتاج البنسلين عندما يستهلك اللاكتوز .

ودورة فترة التحضين تكون حوالى ٥ - ٦ أيام . وعند نهاية هذا الوقت ، يرشح الميسليوم من البيئة السائلة التى تحتوى على البنسلين . يخلط الراشح على البنسلين مع مذيب (خلات أميل أو بيوتيل) والمستحلب الناتج يطرد مركزيا لاستخلاص مذيب الخلات الذى يحتوى الآن على البنسلين . يضاف منظم فوسفاتى إلى الخلات ، ويستخلص البنسلين مع المنظم الفوسفاتى بواسطة الطرد المركزى . ويمكن تكرار الخطوة الأخيرة ، مستخدمين كميات أقل تتابعيا من

السائل . يضاف بيوتانول إلى الخليط السائل ، فيتبلور ملح بوتاسى للبنسلين من المحلول . ويجب تنقية بنسلين البوتاسيوم بعد ذلك ويستخدم فى هذه الصورة أو يمكن تحويله إلى بنسلين بروكينى (Perlman, 1979) .

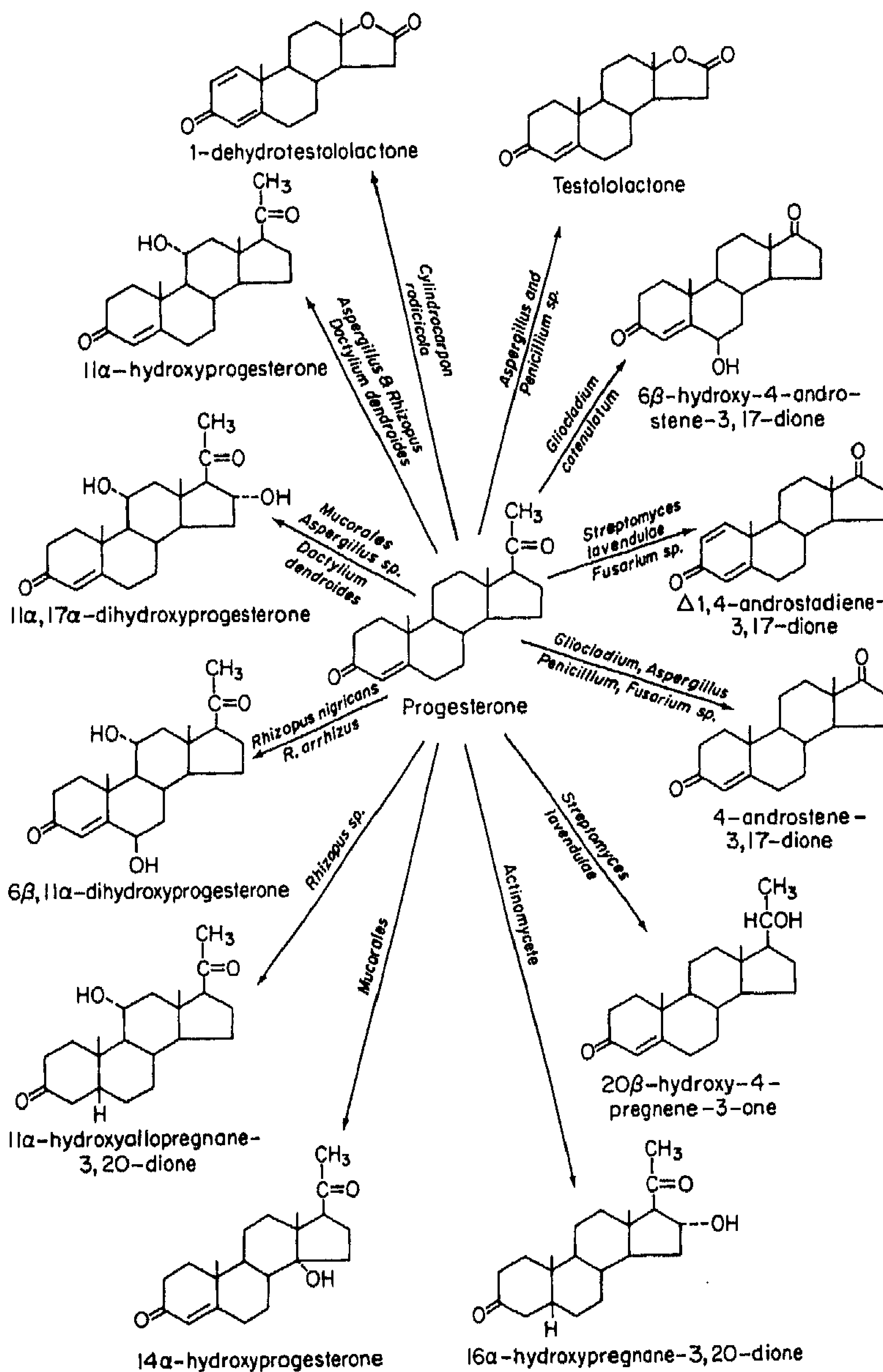
التخليق الحيوى للبنسلين Penicillin Biosynthesis

البنسلين المنتج أثناء المسارات التخليقية لا يتطلب النمو فحسب بل يعتمد أكثر على تلك المسارات التى تتطلب الثبات . ومفتاح المركبات الوسطية فى المسارات هو حمض البيروفيك ، الفالين والسستين . وكما ذكر سابقا (الفصل الثانى) ، حمض البيروفيك هو مركب يتطلب أن تأخذ دورة حمض الستريك (CA) مكانها . ويكون إنتاج البنسلين عند أقصى مدى له عندما تكون دورة حمض الستريك ليست نشطة أو إذا كان جزءا كبيرا من حمض البيروفيك يتحول إلى أسيتيل مرافق أنزيم أ ثم إلى أحماض دهنية . وتجمع حمض البيروفيك بذلك يمكن أن يكون متاحا لتخليق الفالين – اليسارى ، وهو الحمض الأمينى الذى يرتبط مع السستين أو أحد مشتقات السستين (يفترض أن تنشأ من دورة حمض الستريك) ليكون ثنائى الببتيد الذى يعتبر المادة البادئة للبنسلين ، سستينيل – يسارى – فالين – يسارى . يرتبط هذا المركب الوسطى مع مجموعة أكيل من حمض فينيل خليك فى حالة بنسلين – ج أو مع مجاميع أكيل من بادئات متخصصة أخرى فى تخليق بنسيليات أخرى . وكثير من التفاصيل المتعلقة بالتخليق الحيوى للبنسلين ليست معروفة .

تحولات الستيرويد Steroid Conversion

الستيوريدات هى مجموعة من المركبات العضوية ذات الحلقات رباعية الأنوية (الحلقات العطرية) التى توضح فى شكل (١٥٤) . والستيرويدات نشطة حيويا كهرمونات تنتج بواسطة الخصيتين ، المبايض ، القشرة الدرقية ، والمشيمة . وتختلف الستيرويدات فى طبيعة مجموعاتها الجانبية أو سلاسلها الجانبية ، وتعطى هذه الاختلافات فى التركيب إختلافات وظيفية حيوية للستيرويدات . وتستخدم الستيرويدات على نطاق واسع فى المجال الطبى كمضادات للإلتهابات ، التخدير بالبنج ، كعوامل ضد الخصوبة ، أو لعلاج العقم . ويمكن الحصول على الستيرويدات مباشرة من مصدر طبيعى أو يمكن تخليقها . ويمكن إنتاج نواة الستيرويد كيميائيا ، وكثير من التحولات أو الإضافات على السلسلة الجانبية يمكن أيضا أن تنجز كيميائيا . وبعض التغيرات يستحيل إنجازها بالطرق الكيميائية أو تكون مكلفة جدا وتحتاج إلى وقت طويل .

وكمثال للتحول الصعب هو إضافة مجموعة هيدروكسيل للكربون – ١١ ، واللازم فى تخليق الكورتيزون والكورتيزول . وقد أكتشف بالصدفة أن الفطر *Rhizopus arrhizus* يمكنه إنجاز إضافة مجموعة هيدروكسيل كعملية من خطوة واحدة وينتج هيدروكسى بروجسترون – ١١ بكميات قليلة ، بينما يستطيع الفطر *R. stolonifer* أن يتم نفس العمل وينتج كميات كبيرة . وبعد هذا الإكتشاف الرائد ، وجد أن كثيرا من أنواع الفطريات والبكتريا تستطيع تغيير مركبات الستيرويدات . وتستخدم أنواع من *Aspergillus , Rihizpus* باتساع لهذا الغرض ، ولكن الفطريات ذات الكفاءة على تحويل السيترويدات توجد فى كل المجاميع الفطريات الرئيسية . والتغيرات التى يمكن أن تحدثها الفطريات هى



شكل (١٥٤) : بعض المشتقات المنتجة من البروجسترون بالتحول بواسطة فطريات عديدة ، أحد الاستربتوميسيتات (*Streptomyces lavendulae*) وأحد الاكتينوميسيتات .

نزع الهيدروجين ، إضافة هيدروكسيل ، الأكسدة الزائدة ، نزع سلسلة جانبية ، والتمدد لحلقة السيترويدات الخماسية إلى حلقة سداسية .

وقد أستخدمت التحولات الميكروبيولوجية للسيترويدات بكثرة فى الإنتاج التجارى لمركبات الستيرويدات ، والتى تخلق غالبا باستخدام مشترك كيميائى وميكروبيولوجى للتحولات . وإذا كان أحد التحولات يمكن إجراؤه كيميائيا بسهولة ، فإنه يتم بواسطة الكيميائى . ولكن إذا كان مثل هذا التفاعل صعبا كيميائيا أو مكلفا ، أو غير عملى ؛ وإذا كان أحد الكائنات الحية الدقيقة يمكن أن يتمه بسهولة وبدون تكلفة ، فإن التحول يجرى بالاستعانة بالكائن الدقيق . وعمليا ، يجب استخدام التحولات الكيميائية والميكروبيولوجية فى نفس الوقت وبأى تتابع للحصول على المنتج المطلوب فى النهاية مع مراعاة الجدوى الإقتصادية .

ولانجاز تحولا ميكروبيولوجيا ، ينمى الفطر أو البكتيريا فى دورق أو خزان على بيئة تدعم نموا جيدا لفترة ١٧ – ٤٨ ساعة مع التقليب والتهوية . وبعد الحصول على النمو الجيد للكائن الحى الدقيق ، تؤخذ كمية محسوبة من بادىء الستيرويد وتذاب فى مذيب وتضاف إلى البيئة . وعندئذ يؤثر الإنزيم (أو الإنزيمات) المنتج بواسطة الكائنات الحية الدقيقة على تحول بادىء الستيرويد . وتختلف الدرجات المثلى من الحرارة ، التهوية ، التقليب ، الحموضة ، والوقت بحسب كل تحول مطلوب ، ويجب أن يتم التحكم فى هذه العوامل بدقة . والفترة العادية للتحول هى ٢٤ – ٤٨ ساعة . ينتج الستيرويد المحور من البيئة باستخلاصه بمذيب مثل كلوريد الميثيلين ، كلوريد الإثيلين ، أو الكلوروفوم .

الإرجوت ، التسمم الإرجوتى ، وقلويدات الإرجوت

Ergot, Ergotism, and Ergot Alkaloid

الإرجوت هو الجسم الحجرى للفطر الأسكى الدورقى *Claviceps purpurea* ، الذى يصيب الشيلم وبصورة أقل الحبوب الأخرى . تنمو الأجسام الحجرية التى عبرت الشتاء لتعطى حشية ثمرية لحمية تحمل أجساما ثمرية دورقية . تصيب الجراثيم الأسكية المنطلقة مبايض الشليم . يتوقف النمو الطبيعى للحبة ، وينمو فى مكانها جسم حجرى أسود أرجوانى صلب (شكل ١٥٥) .

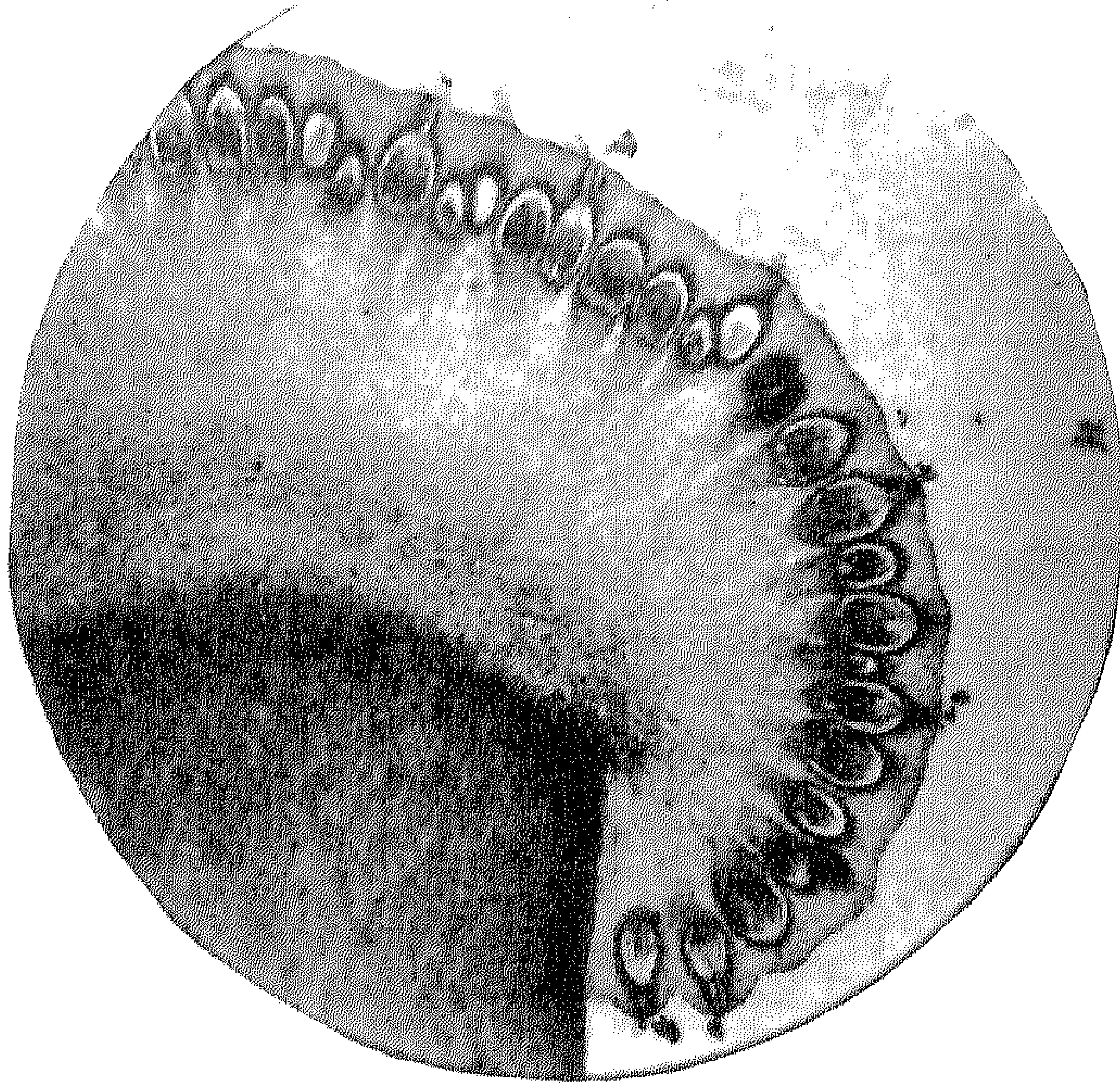
وإذا أستهلك الأرجوت بكميات كبيرة (حيث تكون الأجسام الحجرية موجودة فى الدقيق المطحون) فإن مرضا يعرف باسم التسمم الأرجوتى "ergotism" ينشأ . و قطعان الماشية فى الحقل أيضا يمكن أن تتسمم بالأجسام الحجرية إذا أكلت أعشابا مصابة . تتقلب الماشية من جانب لآخر ، يصيبها الكساح ، والغرغرينا ، ويحتمل إلتهابات فى القناة الهضمية (Brook and White, 1966) .

ويتميز التسمم الإرجوتى فى الإنسان بالقىء ، الشعور الدائم بالسخونة أو بالبرودة ، ألم فى عضلات الساقين ، إصفرار الوجه ، تبقع الكفين والقدمين ، الأسهال ، وضعف الوظائف الحسية . ويصبح الإنسان المصاب بالتسمم الإرجوتى هيستيريا ومهلوسا . ويصاب البعض برجفة شديدة ، فى حين تصاب الأطراف السفلى للآخرين بغرغرينا وتتساقط . ويحدث إجهاض طبيعى باستمرار للنساء الحوامل بسببه والحالات الشديدة من التسمم الإروجوتى قاتلة .

وقد ساد وباء بالتسمم الإرجوتى فى أوروبا فى العصور الوسطى ، عندما كان الشيلم يستخدم على نطاق واسع . وقد غير التسمم الإرجوتى وجه التاريخ مرة



(a)



(b)

شكل (١٥٥) : الفطر *Claviceps purpurea* ، الذى يسبب الإرجوت فى الحبوب : (a) ثمار أسكية لحمية تخرج من حبة شيلم تحولت إلى جسم حجرى ؛ (b) منظر مكبر لقمة الجسم الثمرى يوضح الأجسام الثمرية الدورقية مطمورة داخل الحشية الثمرية .

واحدة على الأقل : فلم يتمكن بيتر العظيم (Peter the Great) فى روسيا من السيطرة على بعض الموانى فى البحر الأسود عام ١٧٧٢ لأن الجنود أشتروا خبز الشيلم لأنفسهم وأطعموا منه الخيول فأصابت الرجفة الجنود ورقدت الخيول

تتقلب على جانبيها (Carefoot and Sprott, 1967) . ومن المحتمل أيضا أن النساء تعصبن ضد السحر لأن ناصحهم القديم فى مستعمرة وادى مساكستس Massachusetts بمنطقة سالم Salem أصيب بالتسمم الأرجوتى (Caporael, 1976) . وحديثا وفى عام ١٩٥١ حدث وباء إرجوتى فى منطقة القديس بونت بفرنسا ونتج عنه موت أربعة من البشر ودخول المصحات أكثر من ١٥٠ شخصا كانوا يعانون من الهيستيريا . وكان هذا الوباء لآثار الدقيق الملوث .

وأصل المواد الفعالة فى الإرجوت والمسئولة عن التسمم الأرجوتى هى القلويدات : إرجومترين ، إرجوميترينين ، إرجوتامين ، وإرجوتامينين ، التى توجد فى الجسم الحجرى . وتؤدى هذه القلويدات إلى إرتخاء العضلات والسد الاختيارى لجهاز العصب السيمبثاوى . وقد وجد استخدام طبى حديث لها حيث تؤدى إلى انبساط الرحم لخروج الطفل الوليد ، وأيضا للإسراع من عودة الرحم إلى حجمه الطبيعى بعد وضع المولود ، فى علاج عدم انتظام الدورة الدموية ، وفى علاج حالات الصداع النصفى .

إن المشكلة الحديثة فى علم الفطريات هى طلب مصانع الأدوية لمصدر قلويدات الإرجوت . وحتى حوالى عام ١٩٥٠ ، باءت محاولات إنتاج القلويدات فى مزرعة عن طريق تقنيات معملية تحويلية بالفشل ، وكان المصدر الوحيد للقلويدات هو الأجسام الحجرية المتحصل عليها من الشيلم المصاب طبيعيا ، أو الشيلم الذى تجرى له العدوى خصيصا لهذا الغرض . وعدوى الشيلم تحت ظروف الحقل تعتبر مخاطرة حيث تعتمد على الظروف البيئية الملائمة لنمو الأجسام الحجرية ، وعند أحسن الظروف ، فإن محصولا واحدا فقط من الأجسام الحجرية هو الذى يمكن الحصول عليه فى الموسم الواحد . ولايزال البحث مستمرا لحقائق أكثر

وطرق إنتاج للحصول على قلويدات الإرجوت . وقد بدأت عملية لإنتاجها فى المعمل فى فرنسا عام ١٩٦٩ ، ولكن طرق الإنتاج على نطاق واسع لاتزال فى طور النمو .

REFERENCES

Ahmad, S.S., and P.G.Miles. (1970). Hyphal fusions in *Schizophyllum commune*. 2. Effects of environmental and chemical factors. Mycologia 62 : 1008 - 1017.

Ahmadjian, V. (1964). Further studies on lichenized fungi. Bryologiist 67 : 87 - 98.

Ahmadjian, V. (1965). Lichens. Ann.Rev.Microbiol. 19 : 1 - 20.

Ahmadjian, V. (1966 - a). Lichens. In : Henry, S.M., Ed., Symbiosis. Academic Press, New York. 1 : 35 - 97.

Ahmadjian, V. (1966 - b). Cultural and physiological aspects of the lichen symbiosis. In : Jensen, W.A., and L.G.Kavaljian, Eds., Plant biology today - advances and challenges. Wadsworth Publishing Co. Inc., Belmont, Calif. pp. 148 - 163.

Ahmadjian, V. (1966 - c). Artificial reestablishment of the lichen Cladonia ctistlella . Scince 151 : 199 - 251.

Ahmadjian, V. (1967 a). The lichan symbiosis. Blaisdell Publishing Co., Waltham, Mass. 152 pp.

Ahmadjian, V. (1967 - b). Aguide to the legae occurring as lichen symbionts : isolation, Culture, cultural physiology, and identification. Phycologia 6 : 127 - 160.

Ahmadjian, V. (1973). Resynthesis of lichens In : Ahmadjian, V., and M.E.Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 565 - 579.

Ahmadjian, V., L.A.Russell, and K.C.Hildreth. (1980). Artificial establishment of lichens. I.Morphological interactions between the phycobionts different lichens and the mycobionts *Clodonia ctistella* and *Leaneacanora chtysoleuca*. Mycologia 72 : 73 - 89.

Ainsworth, G.C. (1968). Fungal parasites of vertebrates. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 211 - 226.

Aist, J.R. (1976). Papillae and related wound plugs of plant cells. (1976). Ann. Rev.Phytopathol. 14 : 145 - 163.

Alasoadura, S.O. (1963). Fruiting in Sphaerobolus with refernce to light. Ann. Botany London II. 27 : 123 - 145.

Alasodura, S.O. (1963). Feuiting in Sphaerobolus with special reference to light. Ann.Botany 27 : 125 - 145.

Alexander, M. (1977). Introduction to soil microbiology, Second ed. John Wiley & Sons, Inc., New York.467.

Allcroft, R. (1969). Aflatoxicosis in farm animals. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 237 - 264.

Allen, P.J. (1954). Physiological aspects of fungus diseases of plant. Ann.Rev.Plant Physoil. 5 : 225 - 248.

Allen, P.J. (1959). Metabolic considerations of obligate parasitism. In : Holton, C.S., Ed., Plant pathology - problems and progress (1908 - 1959). University of Wisconsin Press, Madison, Wisc. pp. 119 - 129.

Apple, J.L. (1977). The theory of disease management. In : Horsfal, J.G., and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York 1 : 79 - 101.

Aragaki, M. (1962). Qualtiy of radiation inhibitroy to sporulation of *Alternaria tomato*. Phytopathology 52 : 1227 - 1228.

Arditti, J. (1979). Aspects of the physiology of orchids. advan.Botan.Res. 7 : 421 - 655.

Arnstein, H.R.V., and R.Bentley. (1953). The biosynthesis of kojic acid 1. Production from{1 - 14 C} and {3 : 4 - 14C2}†glucose and {2 - 14C} - 1 : 3 dihydroxyacetone. Biochem. J. 54 : 493 - 508.

Aronoson, J.M. (1965). The cell wall. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York . 1 : 49 - 76.

Aschan - Aberg, K. (1958). The production of fruit bodies in *Collybia velutipes* II. Further studies on the influence of different culture conditions. Physiol. Plant. 2 : 312 - 328.

Asthana, R.P., and L.E.Hawker. (1963). The influence of certain fungi on the sporulation of *Melanospora destruens* Shear, and of some other Ascomycetes. Ann. Botany London 50 : 325 - 344.

Backus. M.P., and J.F.Stauffer. (1955). The production and selection of family of strains in *Penicillum chrysogenum.* Mycologia 47 : 429 - 463.

Bailey, R.H. (1976). Ecoloical aspects of dispersal and estaplishment in lichens. In : Brown D.H., D.L. Hawksworth, and R.H.Bailey, Eds., Lichenology : progress and problems. Academic Press, New York. pp. 215 - 247.

Baker, E.D., and L.P. Cadman. (1963). Candidiosis in pigs in northwestern Wisconsin.J.Am.Vet.Med.Assoc. 142 : 763_ 767.

Baker, G.E. (1966). Inadvertent distribution of fungi. Can.Microbiol. 12 : 109 - 112.

Baker, J.M. (1963). Ambrosia beetles and fungi, with particular reference to *Platypus cylindrus* Fab. In : Symbiotic associations. Thirteenth Symp. Soc. Gen. Microbiol. 13 : 232 - 265.

Balan, J., and H.A. Lechevalier. (1972). The predacious fungus *Arthrobotrys dactyloides* : induction of trap formation. Mycologia 64 : 919 - 922.

Barksdale, A.W. (1962). Effect of nutritional deficiency deficiency on growth and sexual repoduction of *Achlya ambisexualis.* Am.J.Botany 49 : 633 - 638.

Barksdale, A.W. (1967). The sexual hormones of fungus *Achyla.* Ann. N.Y.A cad. Sci. 144 : 313 - 319.

Barksdale, A.W. (1970). Nutrition and antheridiol - induced branching in *Achlya ambisexualis*. Mycologia 62 411 - 420.

Barksdale, A.W., T.C.McMorris, R.Seshadri, T. Arunachalam, J.A.Edwards, J.Sundeen, and D.M. Green. (1974). Response of

ACHLYA AMBISEXUALIS E 87 to hormones antheridiol and certain other steriods. J.Gen. Microbiol. 82 : 295 - 299.

Barneet, H.L., and V.G. (1947 - b). The relationship of thiamin to the production of perithecia by *Ceratostomella fimbriata*. Mycologia 39 : 699 - 708.

Barneet, H.L., and V.G. (1950). Influence of nutritional and environmental factors on asexual reproduction of *Choanephora cucuritarum* in culture. Phytopathology 40 : 80 - 89.

Barneet, H.L., and V.G. Lilly. (1947 - a). The effects of biotin upon the formation and development of perithecia, asci, and ascospores by *Sordaria fimicola* Ces. and DeNot. Am.J.Botany 34 : 196 - 204.

Barnett, H.L. (1963). The nature of mycoparasitism by fungi. Ann.Rev.Microbiol. 17 : 1 - 14.

Barnett, H.L. (1964). Mycoparasitism. Mycologia 56 : 1 - 19.

Barnett, H.L. (1968). The effects of light, pyridoxine, and biotin on the development of the mycoparasite, *Gonatobotryum fuscum*. Mycologia 60 : 244 - 251.

Barnett, H.L., and F.L. Binder. (1973). The fungal - host parasite relationship. Ann.Rev.Phytopathol. 11 : 273 - 292.

Barnett, H.Land V.G.Lilly, (1958). Parasitism of *Calcarisporium parasiticum* on species of Physalospora and related fungi. West Virginia University Agr. Expt.Sta.Bull. 420T : 1 - 37.

Barnett, H. Land V.G.Lilly, (1962). A destructive mycoparasite, *Gliocladium roseum*. Mycologia 54 : 72 - 77.

Barows, J.B., and R.W.Roncadori. (1977). Endomycorrhizal synthesis by *Gigaspora margarita* in Poinsettia. Mycologia 69 : 1173 - 1184.

Barron, G.L. (1977). The nematode - destroying fungi. Canadian Publication Ltd., Guelph. 140 pp.

Bartnicki-Garcia, S., and W.J. Nickerson. (1962). Nutrition, growth, and morphogenesis of *Mucor rouxii* J. Bacteriol. 84 : 841 - 585.

Barton, R. (1960). Antagonism amongst some sugar fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 160 - 167.

Bateman, D.F., and R.L.Millar. (1966). Pecitic enzymes in tissue degradation. Ann.Rev.Phytopathol. 4: 119 - 149.

Batra, L.R. (1967). Ambrosia fungi : a taxonomic revision, and nutritional studies of some species. Mycologia 59 : 976 - 1017.

Batra, L.R., and P.D.Millner. (1974). Some Asian fermented foods and beverages and associated fungi. Mycologia 66 : 942 - 950.

Batra, L.R., and S.W.T. Batra. (1979). Termit - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 117 - 163.

Batra, S.W.T., and L.R.Batra. (1967). The fungus gardens of insects. Sci.Am. 217 : 112 - 120.

Beauverie, J. (1914). Les Muscardines - le genre *Beauveria Vuillemin*. Rev.Gen.Botan. 26 : 81 - 105, 157 - 173.

Beckman, C.H. (1964). Host responses to vascular infection. Ann.Rev.Phytopathol. 2: 231 - 252.

Benedict, R.G. (1972). Mushroom toxins other than Amanita. In : Kadis, S., A.Ciegler, and S.J.Ajl, Eds., Microbial toxins. Academic Press, New York. 8 : 281 - 320.

Bereston, E.S. (1964). Occupational fungus infection, H.M., Ed., The diagnosis and treatment of fungal infections. Charles C. Thomas, Springfield. III. p. 99 - 111.

Berger, R.D. (1977). Application of epidemiological princioles to achieve plant disease control. Ann. Rev. Phytopathol. 15 : 165 - 183.

Berquist, R.R., and J.W. Lorbeer. (1972). Apothecial production, compatility and sex in *Botryotinia squamosa*. Mycologia 64 : 1270 - 1281.

Berry, C.R. (1959). Factors affecting parasitism of *Piptocephalis* on other Mucorales. Mycologia 51: 824 - 832.

Berry, C.R., H.L. Barnett. (1957). Mode of parasitism and host range of *Piptocephalis virginiana*. Mycologia 49 : 374 - 386.

Bessey, E.A. (1950). Morphology and taxonomy of fungi. Hanfner Press, New York. 791 pp.

Birch, L.C., and D.P. Clark. (1953). Forest soil as an ecological community with special reference to fauna. Quart. Rev.Biol. 28 : 13 - 36.

Birkinshaw, J.H. (1956). Chemical constituents of the fungal cell 2. Special chemical products. In : Ainsworth. G.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 179 - 228.

Bistis, G.N. (1956). Sexuality in *Ascobolus stercoraius*. I. Morphology of the ascogonium; plasmogamy; evidence for a sexual hormonal mechanism. Am.j.botany 43 : 389 - 394.

Bistis, G.N. (1957). Sexuality in *Ascobolus sterocorarius*. II. Preliminary experiments on various aspects of the sexual process. Am.J.Botany 44 : 436 - 443.

Bistis, G.N., and S.G. Georgopoulos. (1979). Some aspects of sexual reproduction in *Nectria haematococca* Var *cucurbitae*. Mycologia 71 : 127 - 143.

Bliss, L.C., and E.B. Hadley. (1964). Photosynthesis and respiration of alpine lichens. Am.J.Botany 51 : 0 - 874.

Block, S.S., R.L. Stephens, A. Bareto, and W.A. Murril. (1955). Chemical idenification of the *Amanita* toxin in mushrooms. Science 121 : 505 - 506.

Blood, D.C., and J.A. Henderson. (1960). Veterinary medicine. Williams and Wilkins Co., Baltimore. 1008 pp.

Blum, O.B. (1973). Water relations. In : Ahmadjian, V., and M.E. Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York pp. 381 - 400.

Blumenthal, H.J. (1965). Carbohydrate metabolism 1. Glycolysis. In : Ainsworth, G.C., and A.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 229 - 268.

Blumenthal, H.J. (1976). Reserve carbohydrates in fungi In: Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filimentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 292 - 307.

Blumenthal, H.J., and S. Roseman. (1957). Quantitative estimation of chitin in fungi. J.Bacteriol. 74 : 222 - 224.

Bonner, R.D., and C.L. Fergus. (1960). The influences of temperature and relative humidity on growth and survival of silage fungi. Mycologia 52 : 642 - 647.

Boosalis, M.G. (1964). Hyperparasitism. Ann. Rev. Phytopathol. 2 : 363 - 376.

Bowen, G.D. (1973). Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In : Marks, G.C., and T.T.Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - their ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 151 - 205.

Braun, A.C. (1959). Growth is affected. In : Horsfall, J.C., and A.E. Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Prees, New York. 1: 189 - 248.

Braun, A.C. (1965). Toxins and c5075066— wall dissolving enzymes in relation to plant disease. Ann. Rev. Phytopathol. 3 : 1 - 18.

Brennan, P.J., and D.m. Lösel. (1978). Physiology of fungal lipids : selected topic. Adv. in Microbial Physiol. 17 : 47 - 179.

Brian, P.W. (1951). Antibiotics produced by fungi. Botan. Rev. 17 : 357 - 430.

Brian, P.W. (1960). Antagonistic and competitive mechanisms limiting survival and activity of fungi in soil. In: Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 115 - 129.

Broadbent, D. (1966). Antibiotics produced by fungi. Botan.Rev. 32 : 219 - 242.

Broadbent, L. (1960). Dispersal of inoculum by insects and other animals, including man. Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 97 - 135.

Brodie, H.J. (1951). The splash - cup dispersal mechanism in plants. Can.J.Botany 29 : 224 - 234.

Brodie, H.J. (1956). The structure and function of the Nidulariaceae. Svensk.Botan. Tidsskr. 50 : 142 - 162.

Brodie, H.J., and P.H.Gregory. (1953). The action of wind the dispersal of spores from cup - shaped plant structures. Can.J.Botany 31 : 402 - 410.

Brook, P.J., and E.P.White. (1966). Fungus toxins affecting mammals. Ann.Rev.Phytopathology 4 : 171 - 194.

Brooks, M.A. (1963). Symbiosis and aposymbiosis in arthropods. In : Symbiotic associations. Thirteenth Symp. Soc. Gen. Microbiol. 13 : 200 - 231.

Brown, W. (1925). Studies on the genus *Fusarium*. II. An analysis of factors which determine the growth - forms of certain species. Ann. Botany London 39 : 373 - 408.

Brown, W., and A.S. Horne. (1926). Studies on th genuse *Fusarium*. III. An analysis of factors which determine certain microscopic features of *Fusarium* strains. Ann. Botany London 40 : 203 - 221.

Bu'Lock, J.D. (1979). Industrial alcohol. In : Bull, A.T., D.C. Ellwood, and C.Ratledge, Eds., Microbial technology : current state, future prospects. Symp. Soc. Gen.Microbiol. 29 : 308 - 325.

Bu'Lock, J.D., and H.M.Smalley. (1961). Biosynthesis of aromatic substances from acetyl - and malonyl - coenzyme A . Proc. Chem. Soc. 1961 : 209 - 211.

Buck, R.W. (1961). Mushroom poisoning since (1924) in the United States. Mycologia 53 : 537 - 538.

Bull, A.T., D.C. Ellwood, and C.Ratledge. (1979). The changing scene in microbial technology. In : Bull, A.T., D.C. Ellwood, and C. Ratledge, Eds., Microbial technology : current state, future prospects. Symp. Soc. Gen.Microbiol. 29 : 1 - 28.

Buller, A.H.R. (1909). Researches on fungi. Vol. 1. Longman, Inc., New York, London. 287 pp.

Buller, A.H.R. (1914). The fungus lore of the Greeks and Romans. Trans.Brit.Mycol.Soc. 5 : 21 - 66.

Buller, A.H.R. (1922). Researches on fungi. Vol. 2. Longman, Inc. London. 294 pp.

Buller, A.H.R. (1922). Upon the ocellus function of the subsporangial swelling of *Pilobolus*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 7 : 61 - 64.

Buller, A.H.R. (1924). Researches on fungi. Vol. 3. Longman, Inc., New York, London. 611 pp.

Buller, A.H.R. (1933). Researches on fungi. Vol. 5. Longman, Inc., New York, London. 416 pp.

Buller, A.H.R. (1934). Researches on fungi. Vol. 6. Longman, Inc., New York, London. 513 pp.

Bulter, E.E. (1957). *Rhizoctonia solani* as a parasite of fungi. Mycologia 49 : 354 - 373.

Burges, A. (1965). The soil microflora - its nature and biology. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 21 - 32.

Burges, A. (1967). The decomposition of organic matter in the soil. In : Burges, A., and Raw, Eds., Soil biology. Academic Press, New York. pp. 479 - 492.

Burges, A., and E.Fenton. (1953). The effect of carbon dioxide on the growth of certain soil fungi. Trans. Brit. Mycol. Soc. 36 : 104 - 108.

Burges, A., and P.Latter. (1960). Decomposition of humic acid by fungi. Nature 186 : 404 - 405.

Burkholder, P.R. 1943. Vitamin deficiencies in yeasts. Am. J. B otany 30 : 206 - 211.

Burkholder, P.R., and D. Moyer. (1943). Vitamin deficiencies of fifty yeasts and molds. Bull. Torry Bota. Club 70 : 372 - 377 .

Burnett, J.H. (1956). The mating systems of fungi I. New Phytol. 50 : 50 - 90.

Burnett, J.H. (1975). Mycogenetics - an introduction to the general genetics of fungi. John Wiley & Sons, Inc., New York. 375 pp.

Burnett, J.H. (1976). Fundamentals of mycology, Second ed. Crane Russak & Company, Inc. 673 pp. Cantino, E.C., and E.A. Horenstein. (1956). The stimulatory effect of light upon growth and Co2 fixation in *Blastocladiella* I. The S. K.I. cycle. Mycologia 48 : 777 - 799.

Burnett, J.H. (1976). Fundamentals of mycology. Second ed. Crane Russak and Co, New York. 673 pp.

Burnett, J.H., and M.E.Boulter. (1963). The mating systems of fungi II. Mating systems of Gasteromycetes *Mycocalia denudata* and *M. durianena.* New Phytol. 62 : 217 - 236.

Bushnell, W.R. (1972). Physiology of fungal haustoria. Ann. Rev. Phytopathol. 10 : 151 - 176.

Buxton, E.W. (1959). Mechanisms of variation in *Fusarium oxysporum* in relation to host - parasite interactions. Sin Press, Madison, Wis. pp. 183 -191.

Buxton, E.W. (1960). Heterokaryosis, saltation, and adaptation. III. Heterokaryosis as a factor in variability. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. 2 : 365 - 380. Academic Press, New York.

Buxton, E.W. (1960). Heterokaryosis, saltation, and adaptation. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 359 - 405.

Cameron, J.W.MacB. (1963). Factors affecting the use of microbial pathogens in insect control. Ann. Rev. Microbiol. 8 : 265 - 286.

Cantino, E.C, (1966). Morphogenesis in aquatic fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treaties. 2 : 283 - 337.

Cantino, E.C, and E.A.Horenstein. (1959). The stimulatory effect of light upon growth and carbon dioxide fixation in *Blastocladiella*. III. Further studies, iin vivo and in vitro. Physiol. Plant. 12 : 251 - 263.

Cantion, E.C. (1966). Morphogenesis in aquatic fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 283 - 337.

Cantion, E.C., and G.Turian. (1959). Physiology and development of lower fungi (Phycomycetes). Ann. Rev. Microbiol. 13 : 97 - 124.

Caporael, L.R. (1976). Ergotism : the satan loosed in Salem ? Science 192 : 21 - 26.

Carefoot, G.L., and E.R. Sporott. 1967). Famine on the wind. Rand McNally & Company, Skokie, III. 229 pp.Chang, S.T. (1980). Mushrooms as human food. Bioscience 30 : 399 - 401.

Carlile, M.J. (1965) The photobiology of fungi. Ann. Rev. Plant Physiol. 16 : 175 - 202.

Carlile,†M.J. and L.Machlis. (1965 a). The respones of male gametes of *Allomyces* to the sexual hormone sirenin. Am.J.Botany 52 : 478 - 483.

Carlile, M.J. and L.Machlis. (1965 b). A comparative study of the chemotoxis of the motile phases of *Allomyces*. Am.J.Botany 52 : 484 - 486.

Cartwright, K.St.G., and W.P.K. Findlay. (1934). Studies in the physiology of wood - destroying fungi. II. Temperature and rate of growth. Ann. Botany London 48 : 481 - 495 .

Casselton, P.J. (1976). Anaplertotic pathawys. In : J.E., and D. R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edaward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 121 - 136.

Chapman, H.C. (1974). Biological control of mosquito larvae. Ann.Rev.Entomol. 19 : 33 - 59.

Chen, A.W., and D.M. Griffin. (1966). Soil physical factors and the ecology of fungi. VI. Interaction between temperature and soil moisture. Trans. Brit. Mycol. Soc. 49 : 551 - 561.

Chesters, C.G.C., and R.H.Thornton. (1956). A comparison of techniques for isolating soil fungi. Trans. Brit. Mycol. Soc. 39 : 301 - 313.

Choinski, J.S., and J.T. Mulins. (1977). Ultrastuctural and enzymatic evidence for the presence of microbodies in the fungus *Achlya*. Am.J.Botany 64 : 593 - 599.

Christensen, C.M., and H.HKaufmann. (1965). Deterioation of stored grains by fungi. Ann.Rev.Phytopathol. 3 : 69 - 84.

Clark, F.E. (1965). The concept of competition in microbial ecology. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder. Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biologiacl control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 339 - 347.

Clowes, F.A.L. (1951). The structure of mycorrhizal roots of *Fagus sylvatica*. New Phytologist 50 : 1 - 16.

Cobb, F.W., C.L.Fergus, and W.J.Stambaugh. (1961). The effect of temperature on ascogonial and perithecial development in *Ceratocystis fagacearum*. Mycologia 53 : 91 - 97.

Cochran, K.W., and M.W. Cochran. (1978). *Clitocybe clavipes* antabuse - like reaction to alchol. Mycologia 70 : 1124 - 1126.

Cochrane, J.C., V.W. Cochrane, F.G.Simon, and J. Spaeth. (1963). Spore germination and carbon metabolism in *Fusarium solani*. I. Requirements for spore germination. Phytopathology 53 : 1155 - 1160.

Cochrane, V.W. (1958). Physiology of fungi. Jhon Wiley & and Sons, Inc., New York. 524 pp.

Cochrane, V.W. (1958). Physiology of fungi. John Wiley & Sons, Inc., New York. 452 pp.

Cochrane, V.W. (1966). Respiration and spore germination. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterworth & Co., Ltd., London. pp. 201 - 215.

Cochrane, V.W., J.C.Cocharane, J.M. Vogel, and R.S. Coles, Jr. (1963). Spore germination and metabolism in *Fusarium solani*. IV. Metabolism of ethanol and acetate. J.Bacteriol. 86 : 312 - 319.

Cochrane,V.W. (1976). Glycolysis. In : Smith, J.E., and D.R. Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 65 - 91.

Collins, J.F., and H.L.Kornberg. (1960). The metabolism of C2 compounds in micro - organisms 4. Synthesis of cell materials from acetate by *Aspergillus*. Biochem. J. 77 : 430 - 438.

Comandon, J., and P. de Fonbrune. (1938 a). Recherches expérimentales sur les champingnons predateurs de nématodes du sol. Conditions de formation des organes de capture. Compt.Rend.Soc.biol. Paris. 129 : 619 - 620.

Comandon, J., and P. de Fonbrune. (1938 b). Recherches experimentales sur les champignons prédateurs de nématodes du sol. Les piéges garrotteurs. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 129 : 620 - 622.

Comandon, J., and P. de Fonbrune. (1938 c). Recherches experimentales sur les champignons predateurs de nematodes du sol. Les glaux ou pieges collants. Compt.Rend.Soc.biol. Paris 129 : 623 - 625.

Couch, J.N., and C.J.Umphlett. (1963). *Coelomomyces* infection. In : Steinhaus, E.Ed., Insect pathology an advanced treasise. Academic Press, New York. 2 : 149 - 188.

Craigie, J.H. (1927). Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi. Nature 120 : 765 - 767.

Cridland, A.A. (1962). The fungi in Cordaitean rootlets. Mycologia 54 : 230 - 234.

Crose, A.F. (1967 A). Induction of meiosis in yeast I. Timing of cytological and biochemical events. Planta76 : 209 - 226.

Crose, A.F. (1967 b). Induction of meiosis in yeast II. Metabolic factors leading to meiosis. Plant 76 : 227 - 237.

Cruickshank, I.A.M. (1963). Phytoalexins. Ann. Rev. Phytopathol. 1: 351 - 374.

Cuppett, V.M., and V.G. Lilly. (1973). Ferrous iron and the growth of twenty isolares of *Phytopthora* in - festans in synthetic media. Mycologia 65 : 67 - 77.

Davis, R.H. (1966). Mechanisms of inheritance 2. Heterokaryosis. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced Press, New York. 2 : 567 - 588.

Deploey, J.J. and C.L. Fergus. (1975). Growth and sporulation of thermophilic fungi and actinomycetes in O2 - N 2 atmospheres. Mycologia 67 : 780 - 797.

Dickens, F. (1958). Recent advances in knowledge of the hexose monophosphate shunt. Ann. N.Y. Acad. Sci. 75 : 71 - 94.

Diener, U.L., and N.D.Davis. (1969). Aflatoxin formation by *Aspergillus flavus*. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 13 - 54.

Dimond, A.E. (1970). Biophysics and biochemistry of the vascular wilt syndrome. (1970). Ann. Rev. Phytopathol. 8 : 310 - 322.

Dixon, P.A. (1961). Spore dispersal in *Chaetomium globosum* (Kunze). Nature 191 : 1418 - 1419.

Dobbs, C.G., W.H. Hinson, and J.Bywater. (1960). Inhibition of fungal growth in soils. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 130 - 147.

Dodge, B.O. (1924). Aecidiospore discharge as related of the spore wall. J.Agr.Res. 27 : 749 - 756.

Dowding, E.S. (1955). *Endogone* in Canadian rodents. Mycologia 47 : 51 - 57.

Dowler, W.M., P.D. Show, and D.Gottlieb. (1963). Terminal oxidation in cell - free extracts of fungi .J. Bacteriol. 86 : 9 - 17.

Downie, D.G. (1957). *Corticium solani* - an orchid endophyte. Nature 179 : 160.

Drake, T.E., and H.I. Maibach. (1974). *Cutaneous candidiasis.* In : Robinsin, H.M., Ed., The diagnosis and treatment of fungal infections. Charles C Thomas, Springfield, III. pp. 5 - 28.

Drechsler, C. (1937). Some Hyphomycetes that prey on free - living terricolous nematodes. Mycologia 29 : 447 - 552.

Duddington, C.L. (1955). Fungi that attack microscopic animals. Botan.Rev. 21 : 377 - 439.

Duddington, C.L. (1956). The friendly fungi - a new approch to the eelworm problem. Faber & Faber, Ltd., London. 188 pp.

Duddington, C.L. (1961). Micro - organisms as allies - the industrial use of fungi and bacteria. Macmillan, Inc., New York. 256 pp.

Duddington, C.L. C.H.E. Wyborn. (1972). Recent research on the nematophagous Hyphomycetes. Botan.Rev. 38 : 545 - 565.

Dunn, C.G. (1958). The industrial utilization of yeasts. Econ.Botany 12 : 145 - 163.

Dustan, A.G. (1972). The artificial culture and dissemination of Entomophthora sphaerosperma Fres. a fungus parasite for the control of the European apple sucker (*Psyllia mali* Schmid B). J. Econ. Entomol. 20 : 68 - 75.

Edgeerton, C.W. (1910). The bean anthrocnose. Louisiana State University Agr. Expt. Sta.No. 119. 1 - 55.

Eide, C.J. (1955). Fungus infection of plants. Ann. Rev. Microbiol. 9 : 297 - 318.

El - Ain, A.S. (1945). The genetic of sex in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. Am.J.Botany 41 : 110 - 113.

Elliott, C.G. (1977). Sterols in fungi : their function in growth and reproduction. Adv. Microbial PhysioL. 15 : 121 - 173.

Ellis, M. (1931). Some experimental studies on *Pleospora herbarum* (Pers.) Rabenh. Trans. Brit. Mycol. Soc. 16 : 102 - 114.

Emerson, R., and A.A.Held. (1969). *Aqualinderella fermentens gen.* et sp. n., a phycomycete adapted to stagnant waters. II. Isolation, cultural characteristics, and gas realtions. Am . J.Botany 56 : 1103 - 1120.

Emmons, C.W. (1940). Medical mycology. Botan.Rev. 6 : 474 - 514.

Emmons, C.W. (1942). Coccidiodomycosis. Mycology 34 : 452 - 463.

Emmons, C.W. (1943). Coccidiodomycosis. in wild rodents - a method of determining the extent of endemic areas. Public Health Rept. 58 : 1 - 5.

Emmons, C.W. (1947). Biology of Coccidioides. In : Nickerson, W.J., Ed., Biology of pathogenic fungi. Ann. Cryptogam Phytophath. 6 : 71 - 82.

Emmons, C.W. (1951). The isolation from soil of fungi which cause disease in man. Trans. N.Y. Acad. Sci. Ser. II, 14 : 51 - 54.

Emmons, C.W. (1955). Mycoses of animals. Advan. Vet. Sci. 2 : 47 - 63.

Emmons, C.W., C.H.Binford, J.P.Utz, and K.J.Kwon - Chung. (1977). Medical mycology, Third ed. Lea and Febiger, Philadelphia. 592. pp.

Entner, N., and M.Doudoroff. (1952). Glucose and gluconic acid oxidation of *Pesudomonas saccharophilia*. J.Biol. Chem. 196 : 853 - 862.

Esser, K. (1966). Incompatibility. In : Ainsworth, G.C., and A.S. Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 661 - 676.

Faro, S. (1972). The role of a cytoplasmic glucan during morphgensis of sex organs in *Achlya*. Am.J.Botany 59 : 919 - 923.

Farrar, J.F. (1976). The lichen as an ecosystem : observation and experiment. In : Brown , D.H., D.L. Hawskworth, and R.H. Bailey, Eds., Lichenology : progress and problems. Academic Press, New York pp. 385 - 406.

Federici, B.A., and D.W.Roberts. (1975). Experimenal laboratory infection of mosquito larvae with fungi of the genus *Coelomyces* I. Experiments with *Coelomomyces psorophorae* var. in *Ades taeniorhynchus* and *Coslomomyces psoropharae* var. in *Culiseta inornate*. J. Invertebrate Pathol. 26 : 21 - 27.

Ferron, P. (1978). Biological control of insect pests by entomogenous fungi. Ann.Rev.Entomol. 23 : 409 - 442.

Feuel, A.J. (1969). Types of mycotoxins in foods and feeds. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 187 - 222.

Fincham, J.R.S., and J.B.Booylen. (1957). *Neurospora crassa* mutants lacking arginosuccinase. J. Gen. Microbiol . 16 : 438 - 448.

Finn, R.K. (1954). Agitation - aeration in the laboratory and in industry. Bacteriol. Rev. 18 : 254 - 274.

Fischer, G.W. (1965). The romance of the smut fungi. Mycologia 57 : 331 - 342.

Fisher, W.S., E.H.Nilson, and R.A.Sheleser. (1965). Effect of the fungus *Huliphtoros milfordensis* on the juvenile stages of the American lobster Homarus, J. Invertebrate Pathol. 26 : 41 - 45.

Fitzpatrick, H.M. (1915). A parasitic species of *Claudopus*. Mycologia 7 : 34 - 37.

Flaig, W., H.Beutelspacher, and E.Rietz. (1975). Chemical composition and physical properties of humic substances. In : Gieseking, J.E., Ed., Soil components - organic components. Springer - Verlag, New York. 1 : 1 - 211.

Fleming, A. (1929). On the antibacterial action of cultures of a *Penicillium*, With special refernce to their use in the isolation of B.influenzae. Brit.J.Exptl.Pathol. 10 : 226 - 236.

Flor, H.H. (1971). Current status of the gene - for - gene concept. Ann.Rev.Phytopathol. 9 : 275 - 296.

Foister, C.E. (1946). The relation of weather to fungus dieseases of plant. II. Botan.Rev. 12 : 548 - 591.

Forgacs, J., and W.T.Carll. (1962). Mycotoxicoses. Advan. Veterinary Sci. 7 : 274 - 382.

Forsyth, F.R. (1955). The nature of the inhibiting substance emitted by germinating urediospores of *Puccinia graminis* Var. Tritici. Can.J.Botany 33 : 363 - 373.

Foster, J.W. (1949). Chemical activities of fungi. Academic Press, New York. 648 pp.

Francke - Grosmann, H. (1963). Some new aspects in forest entomology. Ann.Rev.Entomol. 8 : 415 - 438.

Francke - Grosmann, H. (1967). Ectosymbiosis in wood - inhabiting insects. In : Henry, S.M., Ed., Symbiosis. Academic PRess, New York. 2 : 141 - 205.

Fries, L. (1956). Studies in the physiology of *Coprinus*. II.Influence of pH, metal factors, and temperature. Svensk Botan. Tidsskr. 50 : 47 - 96.

Fries, L. (1973). Effects of volatile organic compounds on the growth and development of fungi. Trans. Brit. Mycol. Soc. 60 : 1 - 21.

Fries, N. (1948). Heterothallism in some Gasteromycetes and Hymenomycetes. Svensk Botan. Tidsskr. 42 : 158 - 168.

Fries, N. (1966). Chemical factors in the germination of spores of Basidiomycetes. In : Madelin, M.F., Eds., The fungus spore. Butterworth & Co., Ltd., London. pp. 189 - 200.

Fries, N. (1973). Effects of volatile organic compounds on the growth and development of fungi. Trans. Brit. Mycol. Soc. 60 : 1 - 21.

Gabriel, B.P. (1959). Fungus infection of insects via the alimentary canal. J.Insect Pathol. 1 : 319 - 330.

Galleymore, H.B. (1949). The development of fructifications of *Lentinus tuber - regium* Fries in culture. Trans. Brit. Mycol. Soc. 32 : 315 - 317.

Garnjobst, L. (1955). Further analysis of heterokaryosis in *Neurospora crassa*. Am.J.Botany 42 : 444 - 448.

Garrett, R.H., and A. Nason . (1969). Futher purification and properties of *Neurospora* nitrate reductase. J.Biol. Chem. 244 : 2870 - 2882.

Garrett, R.H., and N.K. Amy. (1978). Nitrate assimilation in fungi. Adv. Microbial physiol. 18 : 1 - 65.

Garrett, S.D. (1950). Ecology of the root - inhabiting fungi. Biol.Rev. 25 : 220 - 254.

Garrett, S.D. (1951). Ecological group of soil fungi : a survey of substrate relationship. New Phytologist 50 : 159 - 166.

Garrett, S.D. (1955). Microbial ecology of the soil. Trans. Brit.Mycol.Soc. 38 : 1 - 9.

Garrett, S.D. (1963). Soil fungi fertility. The Macmillan Co., New York. 165 pp.

Gascoigne, J.A., and M.M.Gascoigne. (1960). Biological degradation of cellulose. Butterworth & Co., Ltd., London. 264.

Gerdemann, J.W. (1968). Vesicular - arbuscular mycorrhizae and plant growth. Ann.Rev.Phytopathol. 6 : 397 - 418.

Gessner, R.V. (1976). In vitro growth and nutrition of *Buergenerula spartinae*, a fungus associated with *Spartina alterniflora*. Mycologia 68 : 583 - 599 .

Gilbert, O.L. (1973). Lichens and air pollution. In := Ahmadjian, V., and M.E.Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 443 - 472.

Goldblatt, L.A. (1969). Introduction. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 1 - 11.

Goldstein, A., and E.C.Cantino. (1962). Light- stimulated polysaccharide and protein synthesis by synchronized, single generations of *Blastocladiella emersonii*. J.Gen.Microbiol. 1962 : 689 - 699.

Golumbic, C. (1965). Fungal spoilage in stored food crops. In : Wogan, G.N., Ed., Mycotoxins in foodstuffs. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass. pp. 49 - 67.

Gooday, G.W. (1973). Differentiation in the Mucorales. Symp. Soc. Gen. Microbiol. 1962 : 689 - 294.

Gooday, G.W. (1978). The enzymology of hyphal growth. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., london. 3 : 51 - 77.

Goodwin, T.W. (1976). Carotenoids. In : Smith, J.E., and D.R. Berry, Eds., The filamentous fung. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 423 - 444.

Gottlieb, D. (1966). Biosynthetic processes in germinating spores. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterworth & Co., Ltd., London. p. 217 - 234.

Gottlieb, D. (1976). Carbolism and spore germination. In : D.J.Weber, and W.M.Hess, Eds., The fungal spore - from and function. John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 141 - 163.

Gottlieb, D., and P.G.Caltrider. (1963). Synthesis of enzymes during the germination of fungs spores. Nature 197 : 916 - 917.

Graham, K. (1967). Fungal - insect mutualism in trees. Ann.Rev.Entomol. 12 : 105 - 126.

Grant, C.L., and D. Pramer. (1962). Minor element composition of years extrac . J.Bacteriol. 54 : 869 - 870 .

Gray, W.D. (1959). The relation of fungi to human affairs. Holt, Rinehart, & Winston, New York. 510 pp.

Gray, W.D. (1959). The relation of fungi to human. Holt, Rinehart & Winston, New York. 510 pp.

Gray,T.R.G. (1976). Survival of vegetative microbes in soil. Symp. Soc.Gen.Microbiol. 26 : 327 - 364.

Greathouse, G.A., B.Fleer, and C.J.Wessel. (1954). Chemical and physical agents of deterioration. In : Greathouse, G.A., and C.J.Wessel, Eds., Deterioration of materials - causes and preventive techinques. Reinhold Publishing Co., Stamford, Conn.pp. 71 174.

Gregory, P.H. (1949). The operation of the puff - ball mechanism of *Lycoperdon perlatum* by raindrops shown by ultra - high - speed schlieren cinematography. Trans.Brit.Mycol.Soc. 32 : 11 - 15.

Gregory, P.H. (1952). Spore content of the atmosphere near the ground. Nature 170 : 475 - 477.

Gregory, P.H. (1966). Dispersal. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press. New York. 2 : 709 - 732.

Gregory, P.H. (1973). The microbiology of the atmosphere. Second ed. Leonard Hill, Aylesbury. 377 pp.

Gregory, P.H., and O.J.Stedman. (1958). Spore dispersal in *Ophibobolus graminis* and other fungi of cereal foot rots. Trans. Brit. Mycol. Soc. 41 : 449 - 456.

Gregory, P.H., E.J.Guthrie, and M.E.Bruce. (1959). Experiments on splash dispersal of fungus spores. J.Gen.Microbiol. 29 : 328 - 354.

Griffin, D.M. (1963). Soil physical factors and the ecology of fungi III. Activity of fungi in relatively dry soil. Trans. Brit.Mycol. Soc. 46 : 373 - 377.

Griffin, D.M. (1969). Soil water in the ecology of fungi. Ann.Rev.Phytopathol. 7 : 289 - 310.

Griffin, D.M. (1972). Ecology of soil fungi. Syracuse University Press, Syracuse. 193 pp.

Griffith, N.T., and H.L. Barnett. (1967). Mycoparasitism by Basidiomycetes in culture. Mycologia 59 : 149 - 154.

Groves, J.W. (1964). Poisoning by morels when taken with alcohol. Mycologia 56 : 779 - 780.Hatch, R.T., and S.M.Finger. (1979). Mushroom fermentation. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 179 - 199.

Haarad, R.T., and C.L.Kramer. (1970). Periodicity of spore discharge in the Hymenomycetes. Mycologia 62 : 1145 - 1169.

Hacskaylo, E. (1971). Metablite exchange in ectomycorrhizae. In : Hacskaylo, E., ED., Mycorrhizae. U.S. Department of Agriculture Forest Service Misc. Publ.No. 1189, pp. 175 - 182.

Hacskaylo, E. (1972). Mycorrhiza : the ultimate in reciprocal parasitism ? Bioscience 22 : 577 - 583.

Hacskaylo, E. (1973). Carbohydrate physiology of ectomycorrhizae. In : Marks, G.C., and T.T. Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - their ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 207 - 230.

Hafiz, A. (1951). Cultural studies on Ascochyta rabiei with special reference to zonation. Trans. Brit. Mycol. Soc. 34 : 259 - 269.

Hagen, K.S. and van den Bosch, R. (1968). Impact of pathogenes and predators on aphids. Ann. Rev. Entomol. 13 : 325 - 384.

Hale, M.E. (1959). Studies on lichen growth rate and succession. BullTorrey Botan.Club 86 : 126 - 129.

Hale, M.E. (1973). Growth. In : Ahmadjian, V., and M.E. Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 473 - 492.

Halisky, P.M. (1965). Physiologic specialization and genetics of the smut fungi III. Botan. Rev. 31 : 114 - 150.

Halver, J.E. (1969). Aflatoxicosis and trout hepatoma. In: Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control, and implications. Academic Press, New York. pp. 265 - 306.

Hansen, H.N., and W.C.Snyder. (1943). The dual phenomenon and sex in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. Am.J.Botany 30 : 419 - 422.

Harley, J.L. (1960). The physiology of soil fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 265 - 276.

Harley, J.L. (1968). Mycorrhiza. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 139 - 178.

Harley, J.L. (1969). Biology of the mcorrhizae, Second ed. Leonard Hill, London. 334 pp.

Harley, J.L., and C.C.McCready. (1950). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of beech. New Phytologist 49 : 388 - 397.

Harley, J.L., and C.C.McCready., and J.K.Brierley. (1953). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of beech IV. The effect of oxygen concentration upon host and fungus. New Phytologist 52 : 124 - 132.

Harley, J.L., and J.M.Wilson. (1959). The absorption of potassium by beech mycorrhiza. New Phytologist 58: 281 - 298.

Harley, J.L., and J.S.Waid. (1955). The effect of light upon the roots of beech and its surface population. Plant Soil 7 : 96 - 112.

Harnish, W.N. (1965). Effect of light on production of oospores and sporangia in species of *Phytophthora*. Mycologia 57 : 85 - 90.

Harris, G.P., and K.A.Kershaw. (1971). Thallus growth and the distribution of stored metabolites in the phycobionts of the lichens *Parmelia sulcata*. and *P. physodes*. Can.J.Botany 49 : 1367 - 1372.

Harris, J.L., and W.A.Taber. (1970). Influence of certain nutrients and ligth on growth and morphogenesis of the synnema of *Ceratocystis ulmi*. Mycologia 62 : 152 - 170

Hartzell, A. (1967). Insect ectosymbiosis. In : Henry, S.M., Ed., Symbiosis. Academic Press, New York. 2 : 107 - 140.

Hasija, S.K., and C.E.Miller. (1971). Nutrition of *Chytriomyces* and its influence on morphology. Am. J. Botany 58 : 939 - 944.

Hasija, S.K., and H.C. Agarwal. (1978). Nutritional physiology of *Trichothecium roseum*. Mycologia 70 : 47 - 60.

Hatch, A.B. (1937). The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. Black Rock Forest Bull. no. 6. 168 pp.

Hawker, L.E. (1939). The influence of various sources of the formation of perithecia by *Melanospora destruens* Shera in the presence of accessory growth factors. Ann. Botany London II. 3 : 455 - 468.

Hawker, L.E. (1957). The physiology of reproduction in fungi. Cambridge University Press, New York. 128 pp.

Hawker, L.E. (1966). Environmental influences on reproduction. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 435 - 469.

Hawker, L.E. (1966). Germination : morphological and anatomical changes. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterworth & Co., Ltd., London. pp. 151 - 163.

Hawker, L.E. (1954). British hypogeous fungi. Phil. Trans. (Roy. Soc. London) B237 : 429 - 546.

Hawker, L.E. (1950). Physiology of fungi. University of London Press, London 360 pp.

Heald, F.D., and R.A.Studhalter. (1914). Birds as carriers of the chestnut - blight fungus. J.Agr.Res. 2 : 405 - 422.

Heck, F.L. (1929). A study of the nitrogenous compounds in fungous tissue and thier decomposition in the soil. Soil Sci . 27 : 1 - 45.

Henderson, M.E.K. (1960). Studies on the physiology of lignin decomposition by soil fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an intrnational symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp 286 - 296.

Hendrix, J.W. (1970). Sterols in growth and reproduction of fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 8 : 111 - 130.

Hendy, N.I. (1964). Some observation on *Cladosporium resinae* as fule contaminant and its possible role in the corrosion of aluminum alloy fuel tanks. Trans. Brit. Mycol. Soc. 47 : 467 - 475.

Henriksson, E. (1951). Nitrogen fixation by a bacteria - free, Symbiotic *Nostoc* strain isolated from *Collema*. Physiol. Plant. 4 : 542 - 545.

Henriksson, E. (1957). Studies in the physiology of the lichen *Collema* I. The production of extracellular nitrogrnous substances by the algal partner under various conditions. Physiol. Plant. 10 : 943 - 948.

Henriksson, E. (1961). Studies. in the physiology of the lichen *Collema* Iv. The occurrence of polysaccharides and some vitamins outside the cells of the phycobiont, Nostoc sp. Physiol. Plant. 14 : 813 - 817.

Hesseltine, C.W. (1965). A millemmium of fungi, food, and fermentation. Mycolgia 57 : 149 - 197.

Hill, D.J. (1976). The physiology of lichen symbiosis. In : Brown, D.H., D.L.Hawksworth, and R.H.Bailey, Eds., Lichenology : Progress and Problems. Academic Press, New York. pp 457 - 496.

Hill, E.P., (1956). Uptake and translocation 2. Translocation. In : Ainsworth, G.C., and A.S., Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York . 1 : 457 - 463.

Hirst, J.M. (1952). An automatic volumetric spore trap. Ann.Appl.Biol. 39 : 257 - 265.

Hirst, J.M., and G.W.Hurst. (1967). Long - distance spore transport. Symp.Soc.Gen.Microbiol. 17 : 307 - 344.

Hiscocks, E.S. (1965). The importance of molds in the deterioration of tropical foods and feedstuffs. In : Wogan, G.N., Ed., Mycotoxins in foodstuffs. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass. pp. 15 - 26.

Hoch, H.C. (1977 a). Mycoparasitic relationships : *Gonatobotrys simplex* parasitic on *Alternaria tenuis*. Phytopathology 67 : 309 - 314.

Hoch, H.C. (1977 b). Mycoparasitic relationships. III. Parasitism of *Physalospora obtusa* by *Calcarisporium parasiticum*. Can.J.Botany 55 : 198 - 207.

Hoch, H.C. (1978). Mycoparasitic relationships. IV. *Stephanoma phaeospora* parasitic on a species of *Fusarium*. Mycologia 70 : 370 - 379.

Hockenhull, D.J.D. (1963). Antibiotics. In : Rainbow, C., and A.H.Rose, Eds., Biochemistry of industrial micro - organisms. Academic Press, New York. pp. 227 - 229.

Hoffer, A., and H.Osmond. (1967). The hallucinogens. Academic Press, New York. 626 pp.

Hoffman, W.E. (1947). Insects as human food. Proc.entomol.Soc.Wash. 49 : 233 - 237.

Hollis, J.P., (1948). Oxygen and earborn dioxide relations of *Fusarium oxysporum* Schlecht. and Fusarium *eumartii* Carp. Phytopathology 38 : 761 - 775.

Holzer, H., and K. Beaucamp. (1961). Nachweis und Charakterisierung von a - Lactyl - thiaminpyrophyrophsphat (' Aktives Pyruvat") und a - hydroxyäthyl - thiaminpyrophosphat ("Aktiver Acetaldehyde") als Zwischenprodukte der Decarboxylierung von Pyruvat mit Pyruvatdecarboxylase aus Bierhefe. Biochim. Biophys. Acta 46 : 225 - 243.

Horne, A.S., and J.H.Mitter. (1972). Studies in the genus *Fusarium*. V. Factors determining septation and other features in the section Discolor. Ann. BotanyLondon 41 : 519 - 547.

Horowitz, N.H. (1947). Methionine synthesis in *Nrurospora*. The isolation of cystahionine. J.Biol. Chem. 171 : 255 - 264.

Huber, D.M. (1978). Disturbed mineral nutrition. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 163 - 181.

Huberman, M.A (1940). Normal growth development of southern pine seedling in the nursery. Ecology 21 : 323 - 334.

Hudson, H.J. (1968). The ecology of fungi on plant remains above the soil. New Phytologist Co., 67 : 837 - 874.

Hunt, G.M. (1954). Wood and wood products. In : Greathouse, G.A. and C.J.Wessel, Eds., Stamford, Conn. pp. 308 - 354.

Hunt, G.M., and G.A.Garratt. (1953). Wood preservation. McGraw - Hill Book Company, New York. 417 pp.

Hunter, K., and A.H.Rose. (1971). Yeast lipids and membranes . In : Rose, A.H., and J.S.Harrison, Eds., The yeasts . Academic Press, New York. 2 : 211 - 270 .

Hurst, H.M., and N.A.Burges. (1967). Lignin and humic acids. In : Mclaren, A.D., and G.H.Peterson, Eds., Soil biochemistry, Marcel Dekker, Inc., New York. pp. 260 - 286.

Hurst, H.M., and N.A.Burges., and P.Latter. (1962). Some aspects of biochemistry of humic acid decomposition by fungi. Phytochemistry 1 : 227 - 231.

Ingham, J.L. (1972). Phytoalexins and other natural products as factors in plant disease resistance. Botan.Rev. 38 : 343 - 424.

Ingle, M.R., and A.C.Hastie. (1974). Environmental factors affecting the formation of diploids in *Verticillum albo - atrum*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 62 : 313 - 321.

Ingold, C.T. (1932). The sporangiophore of *Pilobolus*. New Phytologist 31 : 58 - 63.

Ingold, C.T. (1933). Spore discharge in the Ascomycetes. I. Pyrenomycetes. New Phytologist 32 : 175 - 196.

Ingold, C.T. (1934). The spore discharge mechanism in *Basidiobolus ranarum*. New Phytologist 33 : 274 - 277.

Ingold, C.T. (1953). Dispersal in fungi. Clarendon Press, Oxford. 208 pp.

Ingold, C.T. (1956). The spore deposit of *Daldinia*. Trans.Brit.Mycol.Soc. 39 : 378 - 380.

Ingold, C.T. (1958). On light - stimulated spore discharge in Sordaria. Ann.Botany London II, 22 : 129 - 135.

Ingold, C.T. (1959). Submerged aquatic Hyphomycetes. Quekett Microscop. Club, IV, 5 : 115 - 130.

Ingold, C.T. (1960). Dispersal by air - the take - off. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 137 - 168.

Ingold, C.T. (1966). Spore release. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 679 - 707.

Ingold, C.T. (1969). Effect of blue and yellow light during the later developmental stages of *Sphaerobolus*. Am.J.Botany. 56 : 759 - 766.

Ingold, C.T. (1971). Fungal spores - their liberation and dispersal. Clarendon Press, Oxford. 302pp.

Ingold, C.T. (1975). Convergent evolition in aquatic fungi : the tetraradiate spore. Biol.J.Linnaean Soc. 7 : 1 - 25.

Ingold, C.T., and B.A.Oso. (1968). Increased distance of discharge due to puffing in *Ascobolus*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 51 : 592 - 594.

Ingold, C.T., and B.A.Oso. (1969). Light and discharge in *Ascobolus*. Ann.Botany 33 : 463 - 471.

Ingold, C.T., and V.Dann. (1968). Spore discharge in fungi under very high surrounding air - pressure and the bubble - theory of ballistospore release. Mycologia 60 : 285 - 289.

Ingold, C.T., and V.J.Dring. (1957). An analysis of spore discharge in *Sordaria*. Ann.Botany London II, 21 : 465 - 477.

Ingold, C.T., B.Marshall. (1963). Further observations on light and spore discharge in certain Phrenimycetes. Ann.Botany London II. 27 : 481 - 491.

Ingold, C.T., V.J.Cox. (1955). Periodicity of spore discharge in *Daldinia*. Ann.Botany London II. 19 : 201 - 209.

Ingold, C.T.,and M.Nawaz. (1967). Sporophore development in *Sphaerobolus* : effect of blue and red light. Ann.Botany 31 : 791 - 802.

Iqbal, S.H., and J.Webster. (1973). The trapping of aquatic hyphomycete spore by air bubbles. Trans.Brit.Mycol.Soc. 60 : 37 - 48.

Jackson, R.M. (1965). Antibiosis and fungistasis of soil microorganisms. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 363 - 373.

Jahns, H.M. (1973). Anatomy, morphology, and development. In : Ahmadjian, V., and M.E.Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 3 - 58.

Jennings, D.H. (1974). Sugar transport into fungi 38 : 761 - 775 .

Joffe, A.Z. (1971). Alimentary toxic aleukia. In : S.Kadis, A.Ciegler, and S.J.Ajl, Eds., Microbial toxins. Academic Press, New York. 7 : 139 - 189.

Johnson, G.T., and F.McHan. (1975). Some effects of zinc on the utilization of carbon sources by *Monascus* purpureus. Mycologia 67 : 806 - 816 .

Johnson, M.J. (1954). The citric acid fermentatioin. In : Underkofler, L.A., and R.G.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York. 1 : 420 - 445.

Johri, B.N., H.J.Brodie. (1972). Nutritional study of *Cyathus helenae* and related species. Mycologia 64 : n298 - 303 .

Jones, E .B., and P.J.Byrne. (1976). Physiology of the higher marine fungi. In : Jones, E.B.G., Ed., Recent advances in aquatic mycology. John Wiley & Sons, Inc. New York . pp . 135 - 175.

Jones,E .B., and J.L.Harrison. (1976). Physiology of marine Phycomycetes. In : Jones, E.B.G., Ed., Recent advances in aquatic mycology. John Wiley & Sons, Inc. New Yourk. pp. 261 - 278.

Joslyn, M.A., and M.W.Turbovsky. (1954). Commercial production of table and dessert wines. In : Underkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermations. Chemical Publishing Co., New York. 1 : 196 - 251.

Jurzitza, G. (1979). The fungi symbiotic with anobiid beetles. In : Batra, L.R., Ed., Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Comany, Montclair, N.J., PP. 65 - 76.

Karling, J.S. (1942). Parasitism among the chytrids. Am.J.Botany 29 : 24 - 35.

Karling, J.S. (1948). Chytridiosis of scale insects. Am.J.Boatny 35 : 264 - 254.

Karling, J.S. (1960). Parasitism among the chytrids. II. *Chytriomyces verrucosus* sp. nov. and *Phylctochytrium synchytrii*. Bull. Torry Botan.Club 87 : 326 - 336.

Keitt, G.W., D.M.Boone, and J.R.Shay. (1959). Genetic and nutritional controls of thost - parasite interaction in apple scab. In : Holton, C.S., Plant pathology - problems and progress (1908 - 1958). University of Wisconsin Press, Madison, Wis. pp. 157 - 167.

Kendrick, W.B. (1959). The time factors in the decomposition of coniferous leaf litter. Can.J.otany 37 : 907 - 912.

Kensler, C.J., and D.J.Natoli. (1969). Processing to ensure wholesome products. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 334 - 359.

Kevan, S.K.McE. (1965). The soil fungi - its nature and biology. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 33 - 51.

Kinsky, S.C. (1961). Induction and repression of nitrate reductase in *Neurospora crassa*. .J. Bacteriol 82 : 898 - 904.

Kirkham, D.S. (1959). Host factors in the physiology of disease. In : Holton, C.S., Ed., Plant pathology - problems and progress

(1908 - 1958). University of Wisconsin Press, Madison, Wis. pp. 110 - 118.

Klebs, G. (1899). Zur physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Jahrb Wiss. Botanik 33 : 513 - 593.

Kligman, A.M., and E.D.Delamater. (1950). The immunology of the human mycoses. Ann.Rev.Microbiol. 4 : 283 - 312.

Koch, A. (1967). Insect and their endosymbionts. In : Henry, S.M., Ed., Symbiosis. Academic Press, New York. 2 :P 1 - 106.

Kochert, G. (1978). Sexual pheromones in algae and fungi. Ann. Rev. Plant Physiol. 29 : 461 - 486.

Kok, L.T. (1979). Lipids of ambrosia fungi and the life of mutualistic beetles. In : Batra, L.R., Ed., Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 33 - 52.

Kononova, M.M. (1966). Soil organic matter - its nature, its role in soil formation and in soil fertility, Second Engl. ed., Translated by Nowakowski, T.Z., and A.C.D.Newman. Pergamon Press, New York. 544 pp.

Kornberg, H.L., and H.A.Kaebs. (1957). Synthesis of cell constituents from C2 - unts by a modified tricarboxylic acid. Nature 179 : 988 - 991.

Kornberg, H.L., and N.B.Madsen. (1957). Synthesis of C4 - dicarboxylic acid from acetate by a "glyoxylate bypass" of the tricarboxylic acid. Biochim. Biophys. Acta 24 : 651 - 635.

Kosuge, T. (1978). The capture and use of energy diseased plants. In : J.G.Horsfall and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 |: 85 - 116.

Kraybill, H.F., and R.E.Shapiro. (1969). Implications of fungal toxicity to human health. In : Goldblatt, L.A., Ed., Aflatoxin - scientific background, control and implications. Academic Press, New York. pp. 401 - 441.

Krit, T.K. (1971). Effects of microorganisms on lignin. Ann.Rev.Phytopathol. 9 : 185 - 210.

Kunkel, L.O. (1918). A method of obtaining abundant sporulation in cultures of *Macrosporium solani* E. & M. Brooklyn Botan. Garden Mem. 1 : 306 - 312.

Lambert, E.B. (1932). Mushroom growing in the United States. U.S.Department of Agriculture Cric. 251, pp. 1 - 34.

Lambert, E.B. (1933). Effect of excess carbon dioxide on growing mushrooms. J.Agr.Res. 47 : 599 - 608.

Lambert, E.B. (1938). Principles and problems of mushroom culture. Botan.Rev. 4 : 397 - 426.

Large, E.C. (1940). The advanced of fungi. Dover Publications, Inc., New York. 488 pp.

Leach, C.M. (1963). The qualitative relationship of monochromatic radiation to sexual and asexual reproduction of *Pleospora herbarum*. Mycologia 55 : 151 - 163.

Leach, C.M. (1964). The relationship of visible and ultraviolet light to sporulation of *Alternaria chrysanthemi*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 47 : 153 - 159.

Leach, C.M. (1965). Ultraviolet - absorbing substances associated with light - induced sporulation in fungi. Can. J.Botany 43 : 185 - 200.

Leach, C.M. (1968). An action spectrum for light inhibition of the "terminal phase" of photosporogenesis in the fungus *Stemphylium botryosum*. Mycologia 60 : 532 - 546.

Leach, C.M. (1976). An electrostatic theory explain violent liberation by *Drechslera turcica* and other fungi. Mycologia 68 : 63 - 86.

Leal, J.A., V.G.Lilly, and M.E.Gallegly. (1970). Some effects of ammonia on species of *Phytophthora*. Mycologia 62 : 1041 - 1056.

Lefebvre, C.L. (1934). Penetration and development of the fungus *Beauveria bassiana*, in the tissues of the corn borer, Ann.Botany, London 48 : 441 - 452.

Leonard, T.J., and S.Dick. (1973). Induction of haploid frutitng by mechanical injury in *Schizophyllum commune*. Mycologia 65 : 809 - 822.

Leonial, L.H., and V.G.Lilly. (1945). The comparative value test organisms in the microbiological assay of B vitamins. West Virginia Agr. Expt. Sta. Bull. 319. 35 pp.

Lewis, H.L., and G.T.Tohnson. (1967). Growth and oxygen - uptake responses of *Cunninghamella echinulata* on even - chain fatty - acids. Mycologia 59 : 878 - 887.

Lightner, D.V., and C.T.Fontaine. (1973). A new fungus disease of the white shrimp *Penaeus setiferus*. J.Invrtebrate Pathol. 22 : 94 - 99.

Lilly, V.G. (1965). The chemical envirornment for fungal growth I. Media, macro - and micronutrients. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treaties . Academic Press, New York. 1 : 465 - 478.

Lilly, V.G. and H.L.Barnett. (1947). The influence of pH and certain growth factors on mycelial growth and perithecial formation by *Sordaria fimicola*. Am.J.Botany 34 : 131 - 138.

Lilly, V.G., and H.L.Barnett. (1951). Physiology of the fungi. McGraw - Hill Book Company, New York. 464 pp.

Lilly,V.G., and H.L.Barnett. (1951). Physiology of the fungi. McGraw - Hill Book Company, New York . 464 pp.

Lincoff, G., and D.H.Mitchell. (1977). Toxic and hallucinogenic mushroom poisoning. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 267 pp.

Lindegren, C.C., and E.Hamilton. (1944). Autolysis and sporulation in the yeast colony. Botan. Gaz. 105 : 316 - 321.

Lindenmayer, A. (1956). Carbohydrate metabolism 3. Terminal oxidation and electron transport. In : Ainsworth, G.C., and A. S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New Yourk. 1 : 301 - 348.

Lockwood, J.L. (1964). Soil fungistasis. Ann. Rev. Phytopathol. 2 : 341 - 362.

Lockwood, L.B. (1979). Production of organic acids by fermentation. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 241 - 280.

Lowy, B. (1971). New records of mushroom stones from Guatemala. Mycology 63 : 983 - 993.

Lowy, B. (1972). Mushroom symbolism in Maya coduces. Mycologia 64 : 816 - 821.

Lu, B.C. (1965). The role of light in fructification of the Basidiomycete *Cyathus stercoreus*. Am.J.Botany 52 : 432 - 437.

Lu, B.C. (1973). Effect of calcium on fruiting of *Cyathus stercoreus*. Mycologia 65 : 329 - 334.

Lukens, R.J. (1963). Photo - inhibition of sporulation in *Alternaria solani*. Am.J.Botany 50 : 720 - 724.

Lyr, H. (1977). Mechanism of action of fungicides. In : Horsfall, J.G. and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 239 - 261.

MacGee, J., and Doudorooff. (1954). A new phosphorylated intermediate in glucose oxidation. J.Biol.Chem. 210 : 617 - 626.

Machlis, L. (1958). A study of sirenin, the chemotactic sexual hormone from the watermold *Allomyces*. Physiol. Plant. 11 : 845 - 854.

Machlis, L. (1966). Sex hormones in fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 415 - 433.

Machlis, L. (1972). The coming of age of sex hormones in plants. Mycologia 64 : 235 - 247.

Machlis, L., W.H.Nutting, and H.Rapoport. (1968). The structure of sirenin. J.Am.Chem.Soc. 90 : 1974 - 1676.

Mackauer, M., and M.J. Way. (1976). *Myzus persicae* Sulz. an aphid of world importance. In : Delucchi. V.L., Ed., Studies in biological control. Cambridge University Press, Cambridge. Intern.Biol.Proger. 9 : 51 - 119.

Macko, V., R.C. Staples, Z. Yaniv, and R.R.Granados. (1976). Self - inhibitors of fungal spore germination. In : D.J.Weber and W.M.Hess, Eds., The fungal spore - from and function. Jhon Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 37 - 98.

MacLeod, D.M. (1954). Investigations on the genera Beauveria Vuill. and *Tritirachium* Limber, Can. J. *Botany* 32 : 818 - 890.

MacLeod, D.M. (1963). Entomophthorales infections. In : Steinhaus, E.A., Ed., Insect patholgy - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2: 189 - 231.

Maddy, K.T. (1960). Coccidiomycosis. Advan.Vet.Sci. 6 : 251 - 286.

Madelin, M.F. (1956 a). Studies on the nutrition of Coprinus lagopus Fr., especially as affecting fruiting. Ann. Botan. London. II. 20 : 307 - 330.

Madelin, M.F. (1956 b). The influence of light and temperature on fruiting of *Coprinus lagopus* Fr. in pure culture. Ann. Botany London. II. 20 : 467 - 480.

Madelin, MF. (1963). Dieases caused by hyphomycetous fungi. In : Steinhaus, E.A., Ed., Insect pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 233 - 271.

Madelin, MF. (1966). Fungal parasites of insects. Ann. Rev. Entomol. 11 : 423 - 448.

Madelin, MF. (1968 a). Fungal parasites of invertebrates 1. Entomogenous fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 227 - 238.

Madelin, MF. (1968 b). Fungi parasite on other fungi and lichens. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds. The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 253 - 269.

Maiello, J.M., and R.A.Cappellini. (1976). The influence of carbon and nitrogen on pycnidium development in *Phyllosticta anterhini*. Mycologia 68 : 1174 - 1180.

Mains, E.B. (1948). Entomogenous fungi. Mycologia 40 : 402 - 416.

Mains, E.B. (1957). Species of *Cordyceps* parasitic on Elaphomyces. Bull.Torrey Botan. Club 84 : 243 - 251.

Mains, E.B. (1958). North American entomogenous species of *Cordyceps*. Mycologia 50 - 169 - 222.

Maisch, W.F., M.Soboloy, and A.J.Petricola. (1979). Distilled beverages. In : Peppler, H.J., and D. Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 79 - 94.

Malkinson, F.A., and R.W.Pearson, Eds. (1964). The year book of dermatology, (1974). Year Book Medical Publisheres, Inc. Chicago. 446 pp.

Malther, D.E. (1978). Disrupted reproduction. In : Horsfall, J.G., and E.B. Cowling, Eds. Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 257 - 278.

Mandels, G.R. (1965). Kinetics of fungal growth. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Ed ., The fungi - an advanced treatise. Acadmic Press, New York. 1 : 599 - 612.

Manocha, M.S., and R.Golesorkhi. (1979). Host - parasite relations in a mycoparasite. V.Electron microscopy of *Piptocephalis virginiana* infection in compatible and incompatible hosts. Mycologia 71 : 565 - 576.

Marks, G.C., and R.C.Foster. (1973). Structure, morphogenesis, and ultrastructure of ectomycorrhizae. In : Marks, G.C., and T.T. Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - thier ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 1 - 41.

Marsh, P.B., E.E.Taylor, and L.M.Bassler. (1959). A guide to the literature on certain effects of light on fungi : reproduction, morphology, pigmentation, and phototropic phenomena. Plant Disease Reptr. Suppl. 261 : 251 - 312.

Martin, M.M., R.M.Carman, and J.G.MacConnell. (1969). Nutrients derived from the fungus cultured by the fungus - growing ant *Atta colombica tonsipes*. Ann. Entomol. Soc.Am. 62 : 11 - 13.

Martin, M.M., R.M.Carman, and J.S.Martin. (1970). The biochemical basis for the symbiosis between the ant, *Atta colombica tonsipes*, and its food fungus. J.Insect Physiol. 16 : 109 - 119.

Mathew, K.T.(1952).Growth - factor requirements of *Pellicularia koleroga* Cooke in pure culture. Nature 170 : 889 - 890.

McCarthy, J.L. (1954). Alcoholic fermentation of sulfite waste liquor. In : Underkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York. 1 : 95 - 135.

McCorkindale, N.J. (1976). The biosynthesis of terpenes and steroids. IN : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi Edaward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 396 - 422.

McEwen, F.L. (1963). Cordycep infection. In : Steinhaus, E.A., Ed., Insect pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 273 - 290.

McMorris, T.C., R.Seshadri, G.R.Weihe, G.P.Arsenault, and A.W.Barksdale. (1975). Structures of oogoniol - 1, -2, and -3, steroidal sex hormones of the water mold, *Achlya*. J.Am.Chem. Soc. 97 : 2544 - 2545.

McMurrough, I., A.Flores - Carreon, and S.Bartnicki - Garcia. (1971). Pathway of chitin synthesis and cellular localization of chitin synthetase in *Mucor rouxii*. J.Biol. Chem. 246 : 3099 - 4007.

McVickar, C.L. (1942). The light - controlled diurnal rhythm of asexual reproduction in *Pilbolus*. Am.J.Botany 29 : 372 - 380.

Melin, E. (1953). Physiology of mycorrhizal relations in plants. Ann.Rev.Plant Physiol. 4 : 325 - 346.

Melin, E. (1963). Some of forest tree roots on mycorrhizal basidiomycetes. In : Symbiotic Associations. Thireenth Symp. Soc.Gen.Microbiol. 13 : 125 - 145.

Melin, E., and H.Nilsson. (1950). Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. Physiol. Plant 3 : 88 - 92.

Melin, E., and H.Nilsson. (1957). Transport of C14 - labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. Svensk. Botan.Tidskr. 51 : 166 - 186.

Melin, E., S.Krupa. (1971). Studies on ectomycorrhizae of pine II. Growth inhibition of mycorrhizal fungi by volatile organic constituents of *Pinus silvestris* (Scots Pine) roots. Physiol. Plant. 25 : 337 - 340.

Meredith, D.S. (1961). Spore discharge in *Deightoniella torulosa* (Syd.) Ellis.Ann.Botany London. II. 25 : 271 - 278.

Meredith, D.S. (1962). Spore discharge in *Cordana musae* (Zimm.) Höhnel and *Zygosporium oscheides* Mont. Ann.Botany London II. 26 : 233 - 241.

Meredith, D.S. (1965). Violent spore release in *Helminthosporium turicum*. Phytopathology 55 : 1099 - 1102.

Meyer, F.H. (1973). Distribution of ectomycorrhizae in native and man - made forests. In : Marks, G.C., and T.T.Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - their ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 79 - 105.

Meyer, F.H. (1974). Physiology of mycorrhiza. Ann. Rev. Plant Physiol. 25 : 567 - 586.

Mikola, P. (1973). Apllication of mycorrhizal symbiosis in forestry prastice. In : Marks, G.C., and T.T.Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - their ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 231 - 298.

Middleton, R.B. (1964). Evidences of common - AB heterokaryosis in *Schizophyllum commune*. Am. J. Botany 51 : 379 - 387.

Millbank, J.W. (1976). Aspects of nitrogen metabolism in lichens. In : Brown, D.H., D.L. Hawksworth, and R.H.Bailey, Eds., Lichenology : progress and problems. Academic Press, New York. pp. 385 - 406.

Moore - Landecker, E. (1979 a). Effect of light regimes and intensities on morphogensis of the Discomycete *Pyronema domesticum*. Mycologia 71 : 699 - 712.

Moore - Landecker, E. (1979 b). Effect of cultural age and a single photoperiod on morphogenesis of the Discomycete *Pyronema domesticum*. Can.J.Botany 57 : 1541 - 1549.

Moore - Landecker, E., and G. Stotzky. (1973). Morphological abnormalities of fungi induced by volatile microbial metabolites. Mycologia. Mycologia 65 : 519 - 530.

Moskowitz, G.J. (1979). Inocula for blue - veined cheeses and blue cheese flavor. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 201 - 222.

Mosse, B. (1963). Vesicular - arbuscular mycorrhiza : an extreme from fungal adaptation. In : Symbiotic associations. Thirteenth Symp. Soc. Gen. Microbiol. 13 : 146 - 170.

Mosse, B. (1973). Advanced in the study of vesicular - arbuscular mycorrhiza. Ann.Rev.Phytopathol. 11 : 171 - 196.

Mount, M.S. (1978). Tissue is disintegrated. In : Horsfall, J.G., and E.B. Cowling, Eds. Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 279 - 297.

Müller, K.O. (1959). Hypersensitivity. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 469 - 519.

Mullins, J.T., and A.W.Barksdale. (1965). Parasitism of the chytrid *Dictyomorpha dioica*. Mycologia 57 : 352 - 359.

Nason, A. (1962). Symposium on metabolism of inorganic compounds II. Enzymatic pathways of nitrate, nitrite, and hydroxylamine metabolism. Bacteriol. Rev. 26 : 16 - 41.

Nason, A., and H. Takahashi. (1958). Inorganic nitrogen metabplism . Ann. Rev. Microbiol. 12 : 203 - 246.

Nawaz, M. (1967). Phototropism in *Sphaerobolus*. Biologia 13 : 5 - 14.

Nelson, R.R., R.K. Webster, and D.R. Mackenzie. (1977). The occurrence of dual compatibility in *Cochlioblus spïciufer*. Mycologia 69 : 173 - 178.

Newburgh, R.W., and V.H.Cheldelin. (1958). Glucose oxidation in mycelia and spores of the wheat smut fungus *Tilletia caries*. J.Bacteriol. 76 : 308 - 311.

Nicholas, D.J.D. (1956). Utilization of inorganic compounds and amino acids by fungi. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 349 - 376.

Nicholas, D.J.D. (1965). Influence of the rhizosphere on the mineral nutrition of the plant. IIn : Baker, D.F., and W.C. Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkelev, Los Angeles, Calif. pp. 210 - 217.

Nicholas, D.J.D. (1965). Utilization of inorganic compounds and amino acids by fungi. In : Anisworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treaties. Acdemic Press, New York. 1 - 349 - 376.

Nicholas, D.J.D., and A.Nason. (1954). Mechanisms of action of nitrate reductase from *Neurospora*. J.Biol. Chem. 211: 183 - 197.

Nickerson, W.J. (1953). Medical mycology. Ann. Rev. Microbiol. 7 : 245 - 272.

Niederpruem, D.J. (1956). Carboydrate metabolism 2. Tricarboxylic acid. IN : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 269 - 300.

Nieuwenhuis, M., and H. van den Ende. (1975). Sex specificity of hormone synthesis in *Mucor mucedo*. Arch. Microbiol. 102 : 167 - 169.

Nilson, E.H., W.S.Fisher, and R.A.Schleser. (1976). A new mycosis of larvae lobster (*Homarus americanus*). J.Invertebrate Pathol. 27 : 177 - 183.

Nitimargi, N.M. (1935). Studies in genera *Cytosporina, Phomopsis,* and *Diaporthe.* VII. Chemical factors influencing sporing characteritics. Ann.Botany London 49 : 19 - 40.

Nolan, R.A. (1976). Physiological studies on an isolate of *Saprolegnia ferax* from the larval gut of the blackfly *Simulium uittatum.* Mycologia 68 : 523 - 540 .

Norris, D.M. (1979). The mutualistic fungi *Xyleborini beetles.* In : Batra, L.R., Ed., Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 53 - 63.

Nutting, W.H., H.Rapoport, and L.Machils. (1968). The structure of sirenin. J.Am.Chem.Soc. 90 : 6434 - 6438.

Olive, L.S. (1958). On the evolution of heterothallism in fungi. Am. Nat. 92 : 233 - 251.

Olive, L.S. (1964). Spore discharge mechanism in basidiomycetes. Science 146 - 543.

Olson, N.F. (1979). Chesse. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial trchnology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 39 - 77.

Orlob, G.B. (1971). History of plant pathology in the Middle Ages. Ann.Rev.Phyropathol. 9 : 1 - 20.

Oso, B.A. (1975). Mushrooms and Yoruba people of Nigeria. Mycologia 67 : 311 - 319.

Oso, B.A. (1976). *Phallus aurantiacus* from Nigeria 68 : 1076 - 1082.

Oso, B.A. (1977 a). *Pleurotus tuber - regium* from Nigeria. Mycologia 69 : 271 - 279.

Oso, B.A. (1977 b). Mushrooms in Yoruba and medicinal pracitces. Econ.botany 31 : 367 - 361.

Paddock, W.C. (1967). Phytopathology in a hungry world. Ann.Rev.Phytopathol. 5 : 375 - 389.

Page, R.M. (1965). The physical environment for growth 3 . Light. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Ed., The fungi - an advanced treaties. Academic Press, New York. 1 : 559 - 574 .

Pandey, M.C., AND R.D.Wilcoxson. (1967). Effect of carbon and nitrogen nutrition on reproduction in *Leptosphaerulina briosiane*. Am.J.Botany 54 : 1170 - 1175.

Papa, K.E. (1977). Genetics of aflatoxin production in *Aspergillus flavus* : linkage between a gene for a high B1: B2 ratio and the histidine locus on Linkage group VIII. Mycologia 69 : 1185 - 1190.

Papa, K.E. (1978). The parasexual cycle in *Aspergillus parasiticus*. Mycologia 70 : 766 - 773.

Papa, K.E., W.A.Campbell, and F.F.Hendrix, Jr. (1967). Sexuality in *Pythium syluaticum*; heterothallism. Mycologia 59 : 589 - 595.

Papavizas, G.C. and W.A.Ayers. (1964). Effect of various carbon sources on growth and sexual reproduction of *Aphanomyces euteiches*. Mycologia 56 : 516 - 830.

Papazian, H.P. (1950). Physiology of the incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. Botan. Gaz. 112 : 143 - 163.

Parag, Y. (1965). Common - B heterokaryosis and fruiting in *Schizophyllum commune*. Mycologia 57 : 543 - 561.

Park, D. (1960). Antagonism - the background to soil fungi. In : Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 148 - 159.

Park, D. (1967). The importance of anitbiotics and inhibiting substances. In : Burges, A., and F.Raw , Eds., Soil biology. Academic Press, New York. pp. 435 - 447.

Pateman, J.A. and J.R.Kinghorn. (1967). Nitrogen metabolism. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Ed., The filmentous fungi . Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 159 - 237 .

Paught, R.L., and W.D.Gray. (1969). Studies on the growth of the osmiophilic fungus *Eremascus albus*. Mycologia 61 : 281 - 288.

Pearson, L.C. (1970). Varying environmental conditions in order to growth intact lichens under laboratory conditions. Am.J.Botany 57 : 659 - 664.

Peppler, H.J. (1960). Yeast. In : Matz, S.A., Ed., Bakery techonology and engineering. Avi, Westport, Conn. pp. 35 - 74.

Peppler, H.J. (1967). Ethyl alcohol, lactic acid, acetone - butyl alcohol and other microbial products. In : Peppler, H.J., Ed., Microbial technology. Reinhold Publishing Co., New York. pp 403 - 416.

Peppler, H.J. (1969). Production of yeasts and yeast products. In : H.J.Peppler and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 157 - 185.

Perez - Llano, G.A. (1944). Economic uses of lichens. Econ.Botany 2 : 15 - 45.

Perez - Llano, G.A. (1944). Lichens - their biological and economic significance. Botan.Rev. 10 : 1 - 65.

Perlman, D. (1979). Microbial production of antibiotics. In : H.J.Peppler, and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 241 - 280.

Petch, T. (1925). Studies in entomogenous fungi. VIII. Notes on Beauveria. Trans. Brit.Mycol.Soc.10 : 244 - 271.

Peterson, D.H. (1963). Microbial transformations of steroids and their application to the preparation of hormones and derivatives. In : Rainbow, C., and H.Rose, Eds., Biochemistry of industrial microorganisms. Academic Press, New York. pp. 537 - 606.

Peyronel, B., B.Fassi, A.Fontana, and J.M. Trappe. (1969). Terminology of mycorrhizae. Mycologia 61 : 410 - 411

Phaff, H.J., and M.A.Amerine. (1979). Wine. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 131 - 153.

Plomley, N.J.B. (1959). Formation of the colony in the fungus *Chaetomium*. Australian J.Biol. Sci. 12 : 53 - 64.

Pontecorvo, G. (1956). The parasexual cycle in fungi. Ann. Microbiol. 10 : 393 - 400.

Pontecorvo, G. (1958). Trends in genetic analysis. Columbia University Press, New York. 145 pp.

Pool, V.W., and M.B.McKay. (1916). Relation of stomatal movement to infection by *Cercsbora beticola.* J.Agr.Res. 5 : 1011 - 1037.

Prescott, S.C., and C.G.Dunn. (1959). Indusrtial microbiology. Third ed. McGraw - Hill Book Company, New York. 945.

Pugliese, F.A., and J.P.White. (1973). Zinc stimulation of nitrogen assimilation by *Helminthosporium cynodontis*. Mycologia 65 : 295 - 309.

Purdy, L.H. (1951). Sexual hormones in *Achlya.* Am. Scientist 39 : 110 - 120, 130.

Purdy, L.H. (1952). Chemical regulation of sexual processes in the thallophytes. Botan. Rev. 18 : 447 - 454.

Purdy, L.H. (1953). Tetrapolar sexuality. Quart. Rev. Bol. 28 : 233 - 259.

Purdy, L.H. (1956). Factors affecting apothecial formation by *Sclerotinia sclerotiorum.* Phytopathology 46 : 409 - 410.

Purdy, L.H. (1959). Sexual versatility and evolutionary processes in fungi. Mycologia 51 : 107 - 124.

Purdy, L.H. (1960). The control of sex in fungi. Am.J.Botany 47 : 794 - 808.

Purdy, L.H. (1966 a). Life cycles, basic patterns of sexuality, and mechanisms. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 473 - 511.

Purdy, L.H. (1966 b). Genetic of sexuality in higher fungi. Ronald Press, New York. 283 pp.

Purdy, L.H., and J.P.San Antonion. (1954). Heterokaryotic mutagenesis in 9 Hymenimycetes. I. Heterokaryosis in *Schizophyllum commune*. Am.J.Botany 41 : 69 - 86.

Ramachandran, S., and D.Gottlieb. (1963). Pathways of glucose catabolism in *Caldariomyces fungago* (III.). Biochim. Bipohys Acta 96 ; 74 - 84.

Raney, W.A. (1965). Physical factors of the soil as they affect soil microorganisms. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil - borne plant pathogens - prelude to biologiacl control. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Calif. pp. 115 - 119.

Raper, K.B., and D.F.Alexander. (1945). *Penicillin* : V.Mycological aspects of penicillin production. J.Elisha Mitchell Sci.Soc. 61 : 74 - 113.

Rattray, J.B. M., A.Schibeci, and D.K.Kidby. (1975). Lipids of yeasts. Bacteriol. Rev. 39 : 197 - 231.

Richardson, D.H.S. (1973). Photosynthesis and carbohydrate movement. In : Ahmadjian, V., and M.E.Hale, Eds., The lichens. Academic Press, New York. pp. 249 - 288.

Rippon, J.W. (1978). Mycosis (pathognesis and epidemiology). In : Vinken, P.J., and WG.W.BRYN, Eds. Handbook of clinical of clinical neurology. 45 : 371 - 381.

Rippon, J.W. (1980). Dimorphism in pathogenic fungi. CRC Critical Reviews in Microbiology. pp. 49 - 97.

Rippon, J.W., and G.H.Scherr. (1959). Induced dimorphism in dermatophytes. Mycologia 51 : 902 - 914.

Robbins, W.J. (1939). Growth substances in agar. Am. J.Botany 26 : 772 - 778.

Robbins, W.J., and A.Hervey. (1960). Light and the development of *Poria ambigua*. Mycologia 52 : 231 - 247.

Robbins, W.J., and F. Kavanagh. (1942). Vitamin deficiencies of the filamerntous fungi. Botan. Rev. 8 : 411 - 471.

Robbins, W.J., and F.Kavanagh. (1938). Thiamine and growth of *Pythium butleri*. Bull. Torrey Botan. Club 65 : 453 - 461.

Robertson, N.F. (1956). The mechanism of cellular extension and branching. In : Ainsworth G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Acdemic Press, New York. 1 : 613 - 632.

Robinson, P.M., D.Park, and M.K.Garrett. (1968). Sporostatic products of fungi. Trans. Brit.Mycol.Soc. 51 : 113 - 124.

Robinson, W. (1926). The conditions of growth and development of *Pyronema confluens*, Tul. {P. omphalodes, (Bull.) Fuckel}. Ann.Botany London 40 : 245 - 272.

Rockett, T.R., and C.L.Kramer. (1974). Periodicity and total spore production by lignicolous basidiomycetes. Mycologia 66 : 817 - 829.

Rolf, R.T., and F.W.Rolfe. (1925). The romance of the fungus world. (1974 reprint.) Dover Publications, Inc., New York. 308 pp.

Roper, J.A. (1966). Mechanisms of inheritance 3. The parasexual cycle. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 589 - 617.

Ross, I.S. (1975). Some effects of heavy metals on fungal cells. Trans Brit. Mycol. Soc. 64 : 175 - 193.

Rothstein, A. (1965). Uptake and translocation I. Uptake. In : Ainsworth, G.C. and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New Yourk. 1 : 429 - 455.

Rovira, A.D. (1965). Plant root exudates and their influence upon soil microorganisms. In : Baker, K.F., and W.C.Snyder, Eds., Ecology of soil borne plant pathogens - prelude to biological control. University of California Press, Berkeley, Los Angles, Calif. pp. 170 - 186.

Ryan, F.J., G.W.Beadle, and E.L.Tatum. (1943). The tube method of measuring the growth rate of *Neurospora*. Am . J . Botany 30 : 784 - 799.

Sakanen, K.V. (1963). Wood lignins. In : Browning, B.L., Ed., The chemistry of wood. Jhon Wiley & Sons ,Inc., New York. pp. 249 - 311.

Saltrelli, C. G., and C.P.Coppola. (1979). Effect of light on growth metablite synthesis in *Candida albicans*. Mycologia 71 : 773 - 785.

Sarachek, A., and N.P. Higgins. (1972). Effects of ergosterol, palmitic acid and related simple lipids on the recovery of *Candida albicans* from ultraviolet irradiation. Arch. Mikrobiol. 82 : 38 - 54.

Schisler, L.C., and O.Volkoff. (1977). The effect of safflower oil on mycelial growth of Boletaceae in supmerged liquid cultures. Mycologia 69 : 118 - 125.

Schuerch, C. (1963). The hemicelluloses. In : Browning, B.L., Ed., The chemistry of wood. Jhon Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 191 - 243.

Scott G.D. (1956). Further investigations of some lichens for fixation of nitrogen. New Phytologist 55 : 111 - 116.

Scott G.D. (1967). Studies of the lichen symbiosis : 3. The water relations of lichens on granite kopjes in central Africa. Lichenologist 3 : 368 - 385.

Sebek, O.K., and D.Perlasm. (1979). Microbial transformation of steroids and sterols. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 1 : 483 - 496.

Sherwood, W.A. (1971). Some observations on the sexual behavior of the progeny of six isolates of *Dictyuchus monosporus*. Mycologia 63 : 22 - 30.

Shigo, A.L. (1960). Parasitism of *Gonatobotryum fuscum* on species of *Ceratocystis*. Myologia 52 : 584 - 598.

Shigo, A.L., C.D.Anderson, and H.L.Barnett. (1961). Effects of concentration of host nutrients on parasitism of *Piptocephalis xenophila* and *P. virginiana*. Phytopathology 51 : 616 - 620.

Shrum, R.D. (1978). Forecasting of epidemics. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds. Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 223 - 238.

Silver, J.C., and P.A.Horgen. (1974). Hormonal regulation of presumptive mRNA in the fungus Achlya ambisexualis. Nature 249 : 252 - 254.

Siu, R.G.H., and E.T.Reese. (1953). Decomposition of cellulose by microorganisms. Botan.Rev. 19 : 377 - 416.Van Rensburg, S.J., J.J.Van Der Watt, I.F.H.Purchase, L.P.Coutinho, and R.Markham. (1974). Primary liver cancer rate and aflatoxin intake in high cancer area. South African Medical Journal 48 : 2508a - 2508 d.

Skey, E. (1979). Lichens as biological indicators of air pollution. Ann.Rev.Phytopathol. 17 : 325 - 341.

Slankis, V. (1971). Formation of ectomycorrhizae of forest tress in relation to light, carbohydrates, and auxins. In : Hacskaylo, E., Ed., Mycorrhizae. U.S.Department of Agriculture Forest Service. Misc. Publ. No. 1189, pp. 151 - 167.

Slankis, V. (1973). Hormonal relationships in mycorrhizal development IN : Marks, G.G., and T.T. Kozlowski, Eds., Ectomycorrhizae - their ecology and physiology. Academic Press, New York. pp. 231 - 298.

Slankis, V. (1974). Soil factors influencing formation of mycorrhizae. Ann.Rev.Phytopathol. 12 : 437 - 452.

Slifkin, M.E. (1963). Parasitism of *Olpidiopsis incrassata* on members of the Saprolegniaceae. II. Effect of pH and host nutrition. Mycologia 55 : 172 - 182.

Small, E. (1971). Candidiosis (moniliasis). In : Kirk, R.W., Ed. Current veterinary therapy IV. Small animal practice. W.B.Saunders, Philadelphia. pp. 288 - 289.

Smith, A.H. (1971). Taxonomy of ectomycorrhizae - forming fungi. In : Hacaskylo, E.ED., Mycorrhizaes. U.S. Department of Agriculture, Froest Service, Misc. Publ.No. 1189, pp. 1 - 18.

Smith, D.C. (1962). The biology of lichen thalli. Biol.Rev. 37 : 537 - 570.

Smith, D.C. (1963). Experimental studies of lichen physiology. In : Symbiotic associations. Thirteenth Symp. Soc.Gen.Microbiol. 13 : 31 - 50.

Smith, D.C., E.A.Drew. (1965). Studies in the physiology of lichens V.Translocation from the algal layer to the medulla in *Peltigera polydactyla*. New Phytologist 64 : 195 - 200.

Smith, J.E., and J.C.Galbrith. (1971). Biochemical and physiological aspects of differentiation in the fungi. Adv. Microbial Physiol. 5 : 45 - 134.

Smith, J.E., K.Gull, J.G.anderson, and S.G.Deans. (1976). Organelle changes during fungal spore germination. In : D.J.Weber, and W.M.Hess, Eds., The fungal spore - from and function. John Wiley & Sons, Inc., New York. pp. 301 - 352.

Snell, E.E. (1948). Use of microorganisms for vitamins. Physiol. Rev. 28 : 255 - 282.

Snell, W.H. (1923). The effect of heat upon the mycelium of certain structural - timber - destroying fungi. Am.J.Botany 10 : 399 - 411.

Snyder, W.C., and H.N.HANSEN. (1954). Species concept, genetics, and pathogenicity in *Hypomyces solani*. Phytopathology 44 : 338 - 324.

Sols, A., C.Gancedo, and G.Delafuente. (1971). Energy - yielding metabolism in yeasts. In : Rose. A.H., and J.S. Harrison, Eds., The Academic Press, New YorK. 2 : 271 - 307.

Srb, A,m., and N.H.Horowitz. (1944). The ornithine cycle in *Neurospora* and its genetic control. J.Biol.Chem. 154 : 129 - 139.

St.George, A.A., T.E.Snyder, W.W.Dykstra, and L.S. Henderson. (1954). Biological agents of deterioration. In : Greathouse, G.A., and C.J.Wessel, Eds., Deterioration of materials - causes and preventive techniques. Reinhold Publishing Co., Stamford, Conn. pp. 175 - 233.

Stakman, E.C., and J.J.Christensen. (1953). Problems of variability in fungi. In : Plant diseases - the yearbook of agriculture. U.S.Department of Agriculture, Washington D.C. pp. 35 - 62.

Stakman, E.C., and J.J.Christensen. (1960). The problem of breeding resistant varieties. In : Horsfall, J.G., and A.E.Dimond, Eds.

Plant Pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 567 - 624.

Stakman, E.C., and JG.Harrar. (1957). Principles of plant pathology. Ronald Press, New York. 581 pp.

States, J.S. (1975). Normal basidiocarp development of *Gelephyllum* (*Lenzites*) *sapiarium* in culture. Mycologia 67 : 1166 - 1175.

Steinberg, R.A. (1938). The essentiality of gallium to growth and reproduction of *Aspergillus niger*. J.Agr. Res. 57 : 569 - 574. Steinberg, R.A. (1939). Relation of carbon nutrition to trace - element and accessory requirements of *Aspergillus niger*. J.Agr. Res. 59 : 749 - 763.

Steinberg, R.A. (1950). Growth of fungi in synthetic nutrient solutions. II. Botan. Rev. 16 : 208 - 558.

Steinhaus, E.A. (1949). Principles of insect pathology. First ed. McGraw - Hill Book Company, New York. 757 pp.

Steinhaus, E.A. (1957). Microbial diseases of insects. Ann. Rev. Microbiol. 11 : 165 - 182.

Sternberg, M. (1976). Microbial rennets. Adan. Appl. Microbiol. 20 : 135 - 157.

Stewart, G.G. (1974). Some thoughts on the microbiological aspects of brewing and other industries utilizing yeast. Advan.ApplMicrobiol. 17 : 233 - 264.

Suomalainen, H., and E.Oura. (1971). Yeast nutrition and solute uptake. In : A.R.Rose and J.S.Harrison, Eds., The yeasts. Academic Press, New York. 2 : 3 - 74.

Suomalainen, H., and Oura. (1971). Yeast nutrition and solute uptake. In : A.H.Rose and J.S.Harrison, Eds., The yeasts . Academic Press, New York. 2 : 3 - 74.

Sussman, A.S. (1953). The effect of furfural upon the germination and respiration of ascospores of *Neurospora tetrasperma*. Am.J,Botany 40 : 401 - 404.

Sussman, A.S. (1961). The role of endogenous substrates in the dormancy of *Neurospora*. In : Halvorson, H.O., Ed., Spores II. Burgess Publishing Co., Minneapolis. pp. 198 - 217.

Sussman, A.S. (1966 a). Dormancy and spore germination. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 2 : 733 - 764.

Sussman, A.S. (1966 b). Types of dormancy as represented by conidia and ascopores of *Neurospora*. In : Madelin, M.F., Ed., The fungus spore. Butterwrth & Co., Ltd., London. pp. 235 - 257.

Sussman, A.S. (1976). Activators of fungal spore germination. In : D.J.Weber and W.M.Hess, Eds., The fungal spore - from and function. John Wiley & Sons, Inc., New York .pp. 101 - 137.

Sussman, A.S., and H.O.Halvorson. (1966). Spores - their dormancy and germination. Harper & Row, Publishers, Inc., New York. 354 pp.

Sylvester, J.C., and R.D.Coghill. (1954). The penicillin fermentation. In : Uderkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York. 2 : 219 - 263.

Tabak, H.H., and W.B.Cooke. (1968 a). The effects of gaseous environments on the growth and metabolism of fungi. Botan. Rev. 34 : 126 - 252.

Tabak, H.H., and W.B.Cooke. (1968 b). Growth and metabolism of fungi in an atmosphere of nitrogen. Mycologia 60 : 115 - 140.

Taber, W.A. (1966). Morphogensis in Basidiomycetes. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York 2 : 387 - 412.

Talbot, P.H.B. (1952). Dispersal of fungus spores by small animals inhabiting wood and bark. Trans. Brit. Mycol. Soc. 35 : 123 - 128.

Talboys, P.W. (1978). Dysfunction of the water system. In: Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 141 - 162.

Tan, K.K. (1975). Interaction of near - ultraviolet, blue, and far red light in sporulation of *Botrytis cinerea.* Trans. Brit. Mycol. Soc. 64 : 215 - 222.

Tanada, Y. (1959). Microbial control of insect pests. Ann.Rev.Entomol. 4 : 277 - 295.

Tatum, E.L., S.R. Gross, G.Ehrensvärd, and L.Garnjorbst. (1954). Synthesis of aromatic compounds by *Neurospora.* Proc. Natl. Acad. Sci. 40 : 271 - 276.

Tenney, R.I. (1954). The brewing industry. In : Underkofler, L.A., and R.J.Hickey, Eds., Industrial fermentations. Chemical Publishing Co., New York 1 : 172 - 195.

Thom, C. (1944). Molds in the cheese industry. J.N.Y. Botan. Graden 45 : 105 - 113.

Thomas, D.M., and T.W.Goodwin. (1967). Studies on carotenogenesis in *Blakeslea trispora* I. General observations on synthesis in mated and unmated strains. Phytochemistry 6 : 355 - 360.

Timberlake, W.E. (1976). Alterations in RNA and protein synthesis associated with steroid hormone - in - duced sexual morphogenesis in the water mold Achlya. Develop. Biol. 51 : 202 - 214.

Timnick, M.B., H.L.Barnett, and V.G.Lilly. (1952). The effect of method of inoculation of media on sporulation of *Melanconium fuligineum*.. Mycologia 44 : 141 - 149.

Timnick, M.B., V.G.Lilly, and H.L.Barnett. (1951). The effect of nutrition on the sporulation of *Melanconium fuligineum* in culture. Mycologia 43 : 625 - 634.

Tinker, P.B.H. (1975). Effects of vesicular - arbuscular mycorrhizae on higher plants. Symp. Soc. Exptl. Botany 29 : 325 - 349.

Tinline, R.D., and B.H.MacNeill. (1969). Parasexuality in plant pathogenic fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 7 : 147 - 170.

Tomiyama, K. (1963). Physiology and biochemistry of disease resistnce of plant. Ann.Rev.Phytopathol. 1 : 295 - 324.

Towers, G.H. N. (1976). Secondary metabplites derived through the shikimate - chorismate pathway. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 460 - 474.

Trappe, J.M. (1962). Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. Botan.Rev. 28 : 538 - 606.

Trione, E.J.Leach. (1969). Light - induced sporulation and sporogenic substances in fungi. Phytopathology 59 : 1077 - 1083.

Turian, G. (1966). Morphogenesis in Ascomycetes. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York, 2 : 339 - 385.

Turian, G. (1974). Sporogenesis in fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 12 : 129 - 137.

Turian, G. (1975). Differentation in *Allomyces* and *Neurospora*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 64 : 367 - 380.

Turian, G., and D.B. Bianchi. (1972). Conidiation in *Neurospora*. Botan. Rev. 38 : 119 - 154.

Turian, G., E.C. Cantino. (1959). The stimulatory effect of light on nucleic acid synthesis in the mould *Blastocladiella emersonii*. J.Gen. Microbiol. 21 : 721 - 735.

Turner, W.B. (1976). Polykerids and related metabolites. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filamentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London . 2 : 445 - 459.

Tuveson, R.W., and E.D.Garber. (1961). Genetics of phytopathogenic fungi. IV. Experimentally induced alterations in nuclear ratios of heterokaryons of *Fusarium oxysporum* f. *pisi*. Genetics 46 485 - 492.

Uritani, I., and T.Akazawa. (1959). Alternation of the respiratory pattern in infected plants. In : Horsfall, J:G., and A.E.Dimond, Eds., Plant pathology - an advanced treatise. Academic Press, New York. 1 : 349 - 390.

Utter, W.E., R.E. Barden, and B.L.Taylor. (1975). Pyruvate carboxylase : an evaluation of the relationships between

ctructure and mechanism and between strure and catalytic. Advan. Enzymol. 42 : 1 - 72.

Van Niel, C.B., G.E. Garner, and A.L. Cohen. (1972). On the mechanism of ballistospore discharge. Arch. Mikrobiol. 84 : 129 - 140.

Van Sumere, C.F., C.van Sumere - de Preter, L.C.Vining, and G.A.Leadingham. (1957). Coumarins and phenolic acids in the uredospores of wheat stem rust. Can.J.Microbiol. 3: 847 - 862.

Vey, A., and J.Fargues. (1977). Histological and ultrastructural studies of *Beauveria bassiana* infection in Leptinotarsa decemlineta larvae during ecdysis. J.Invertbrate Pathol. 30 : 207 - 215.

Vining, L.C., and W.A.Taber. (1963). Alkaloids. In : Rainbow, C., and A.H.Rose, Eds., Biochemistry of industrial micro - organisms. Academic Press, New York. pp. 341 - 378.

Voigt, G.K. (1971). Mycrrhizae and nutrient mobilization. In : Hacskaylo, E. Ed., Mycorrhizas. U.S. Department of Agriculture Forest Service Misc.Publ. No. 1189, pp. 122 - 131.

von Oettingen, W.F. (1958). Poisoning - a guide to cliical diagnosis and treatment. W.B. Saunders Co., Philadelphia, Pa. 627 pp.

Waid, J.S. (1960). The growth of fungi in soil. In: Parkinson, D., and J.S.Waid, Eds., The ecology of soil fungi : an international symposium. Liverpool University Press, Liverpool. pp. 55 - 75.

Waksman, S.A. (1938). Humus : origin, chemical composition and importance in nature. The Williams & Wilkins Company, Baltimore. 526 pp.

Waksman, S.A. (1944). Antibiotic substances, production by microorganism - nature and mode of action. Am.J.Public Health 34 : 358 - 364.

Waksman, S.A. (1952). Soil microbiology. John Wiley & Sons, Inc., New York. 356 pp.

Waksman, S.A., and E.S.Horning. (1943). Distribution of antagonistic fungi in nature and thier antibiotic action. Mycologia 35 : 47 - 65.

Waksman, S.A., and W.Nissen. (1932). On the nutrition of the cultivated mushroom, *Agaricus campestris*, and the chemical changes brought about by this organism in the manure compost. Am.J.Botany 19 : 514 - 537.

Walker, J.C., K.P.Link, and H.R.Angell. (1929). Chemical aspects of disease resistance in the onion. Proc. Natl.Sci. 15 : 845 - 850.

Walker, J.C., K.P.Link, and M.A.Stahmann. (1955). Chemical nature of disease resistance in plant. Ann.Rev.Plant Physiol. 6 : 351 - 366.

Walker, L.B., and E.N.Andersen. (1925). Relation of glycogen to spore - ejection. Mycologia 17 : 154 - 159.

Walker, P., and M. Woodbine. (1976). The biosynthesis of fatty acids. In : Smith, J.E., and D.R.Berry, Eds., The filmentous fungi. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 2 : 137 - 158.

Walkey, D.G.A., and R.Harvey. (1966). Spore discharge rhythms in Pyrenomycetes. I.A survey of the periodicity of spore discharge in Pyrenomycetes, Trans. Brit.Mycol Soc. 49 : 583 - 592.

Walkey, D.G.A., and R.Harvey. (1968). Spore discharge rhythm in Pyrenomycetes. IV. The influence of climatic factors. Trans. Brit.Mycol.Soc. 51 : 779 - 786.

Walting, R., and M.R.D.Seaward. (1976). Some observations on puff - balls from Biritish archenological sites. J.Archaeol.Sci. 3 : 165 - 172.

Wang, H.L., and C.W. Hesseltine. (1979). Mold - modified foods. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 95 - 129.

Warcup, J.H. (1951 a). Studies on the growth of Basidiomycetes in soil. Ann.Botany London. II. 1 : 305 - 317.

Warcup, J.H. (1951 b). Theecology of soil fungi. Trans. Brit. Mycol. Soc. 34 : 376 - 399.

Warcup, J.H. (1959). Studies on Basidiomycetes in soil. Trans. Brit.Mycol.Soc. 42 : 45 - 52.

Warcup, J.H. (1967). Fungi in soil. In : Burges, A., and F.Raw, Eds. Soil biology. Academic Press, New York. 532 pp.

Wasson, R.G. (1961). The hallucinogenic fungi of Mexico : an inquiry into the origins of the religious idea among primitive peoples. Botanical Museum Leaflets Harvard Univ. 19 : 137 - 162.

Wasson, R.G. (1962). The hallucinogenic mushrooms of Mexico and psilocybin : a bibliography. Botanical Museum Leaflets Harvard Univ. 20 : 25 - 73.

Wasson, V.P., and R.G.Wasson. (1957). Mushrooms, Russia, and history. Pantheon Books, New York. Vols. 1 and 2. 433 pp.

Watson, A.G., and E.J.Frod. (1972). Soil fungistasis - a reappraisal. Ann.Rev.Phytopathol. 10 - 327 - 348.

Weber, N.A. (1945). The biology of the fungus - growing ants. Part VIII. The Trinidad, B.W.I., species. Rev. Entomol. 16 : 1 - 88.

Weber, N.A. (1972 a). Gardening ants - the attines. Mem. Amm. Phil. Soc. 92 : 1 - 146.

Weber, N.A. (1972 b). The fungus - culturing behavior of ants. Am.Sci. 60 : 448 - 456.

Weber, N.A. (1972 c). The attines : the fungus - culturing ants. Am.Sci. 60 : 448 - 456.

Weber, N.A. (1979). Fungus - culturing ants. In : Batra, L.R., Ed., Insect - fungus symbiosis - nutrition, mutualism, and commensalism. Allanheld, Osmun and Company, Montclair, N.J. pp. 77 : 116.

Webster, J. (1959). Experiments with spores of aquatic Hyphomycetes. I. Sedimentation and impaction on smooth surfaces. Ann.Botany London II. 23 : 595 - 611.

Webster, R.K. (1974). Recent advanced in the genetics of plant pathogenic fungi. Ann.Rev.Phytopathol. 12 : 129 - 137.

Weete, J.D. (1973). Sterols of the fungi : distrobution and biosynthesis. Phytochemistry 12 : 1843 - 1864.

Weete, J.D. (1974). Fungal lipid biochemistry : distribution and metabolism. Plenum Press, C., and A.H. Rose, Eds.,

Weinshank, D.J., and J.C.Garever. (1967). Thcory and design of aerobic fermentations. In : Peppler, H.J., eD., Microbial technology. Reinhold Publishing Co., New York. pp. 417 - 449.

Werkman, T.A., and H. van den Ende. (1973). Trisporic acid synthesis in *Blakeslea trispora* - Interaction between plus and minus mating types. Arch. Mikrobiol. 90 : 365 - 374.

Wessel, C.J. (1954 a). Paper. In : Greathouse, Ġ, G.A., and C.J.Wessel, Eds., Deterioration of materials - causes and preventive techniques. Reinblishing Co., Stamford. Conn. pp. 355 - 407.

Wessel, C.J. (1954 b). Textiles and cordage. In : Greathouse, G.A. and C.J.Wessel, Eds., Deterioration of materials - causes and preventive techniques. Rehinhold Publishing Co., Stamford, Conn. pp. 408 - 506.

Westermann, D.H., N.J. Huige. (1979). Beer brewing. In : Peppler, H.J., and D.Perlman, Eds., Microbial technology, Second ed. Academic Press, New York. 2 : 1 - 37.

Whaley, J.W., and H.L. Barnett. (1963). Parasitism and nutrition of *Genatobotrys simplex*. Mycologia 55 : 199 - 210.

Wheeler, B.E.J. (1968). Fungal parasites of plant. In : Ainsworth, G.C., and A.S.Sussman, Eds., The fungi - an advanced treatise. Academic Press, New York. 3 : 179 - 210.

Wheeler, H.E. (1954). Genetics and evolution of heterothallism in *Glomerella*. Phytopathology 44 : 342 - 345.

Wheeler, H.E., J.W.McGahen. (1952). Genetics of *Glomerella*. X. Genes affecting sexual reproduction. Am.J.Botany 39 : 110 - 119.

White, W.L., G.R.Mandels, and R.G.H.Siu. (1950). Fungi in relation to the degradation of woolen fabrics. Mycologia 42 : 199 - 223.

White, W.L., R.T. Darby, G.M. Stechert, and K. Sanderson. (1948). Assay of cellulolytic activity of molds isolated from fabrics and related items exposed in the tropics. Mycologia 40 : 34 - 84.

Whitehouse, H.L.K. (1949). Heterothallism and sex in the fungi. Cambridge Phil. Biol. Rev. 24 : 411 - 447.

Wieland, T., and O.Wieland. (1972). The toxic peptides of *Amanita* species. In : Kadis, S., A.Ciegler, and S.J.Aji, Eds., Microbial toxins. Academic Press, New York. 8 : 249 - 280.

Wilkins, W.H., and G.C. Harris. (1946). The ecology of the larger of the fungi V.An investigation into the influence of rainfall and temperature on the seasonal production of fungi in a beechwood and a pinewood. Ann. Appl. Biol. 33 : 179 - 188.

Wilkins, W.H., and S.H.M. Patrick. (1940). The ecology of the larger fungi IV. The seasonal of grassland fungi with special reference to the influence of environmental factors Ann. Appl. Biol. 27 : 17 - 34.

Wilkinson, J.F., and A.H. Rose. (1963). Fermentation processes. In : Rainbow, C., and A.H.Rose, Eds., Biochemistry of industrial microorganisms. Academic Press, New York. pp. 379 - 414Æ

Williams, P.H. (1979). How fungi induce disease. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds. Plant disease - an advanced treatise. Academic Press, New York 4 : 163 - 179.

Willoughby, L.G. (1956). Studies on soil chytrids. I. *Rhizidium richmondense* sp. nov. and its parasites. Trans. Brit. Mycol. soc. 39 : 125 - 141.

Wilson. J.W., and O.A. plunkett. (1965). The fungous diseases of man. University of California Press, Berkeley, Calif. 428 pp.

Wood, E.J.F. (1965). Marine microbial ecology. Reinhold Publishing Co., Stamford, Conn. 243 pp.

Wood, R.K.S. (1960). Pectie and cellulolytic enzymes in plant disease. Ann.Rev.Plant Physiol. 11 : 299 - 322.

Woodward, R.C. (1972). Studies on *Podosphaera* (Ell. & Ev.) I. The mode of perennation. Trans. Brit. Mycol. Soc. 12 : 173 - 204.

Wright, E.T. (1974). Coccidioidomycosis : mycology - pathology - immunology. In : Ropinson, H.M., Ed. The diagnosis and treatment of fungal infections. Charles CThomas, Springfield, III. pp. 341 - 353.

Wurtz, T., and J. Jockusch. (1975). Sexual differentation in *Mucor* : trisporic acid response mutants and mutants blocked in zygospore development. Development. Develop. Biol. 43 : 213 - 220.

Young, F.M., and B.J.B. Wood. (1974). Microbiology and biochemistry of soy sauces fermentation. Advan. Appl. Microbiol. 17 : 157 - 194.

Zalokar, M. (1959). Growth and differentiation of Neurospora hypae. Am.J.Botany 46 : 602 - 610.

Zentmyer, G.A., and J.G. Bald. (1977). Mangement of the environment. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds., Plant disease - an advanced treatise Academic press, New York. 1 : 121 - 144.

Zimmerman, M.H., and J. McDonough. (1978). Dysfunction in the flow of food. In : Horsfall, J.G., and E.B.Cowling, Eds. Plant disease - an advanced treatise Academic press, New York 3 : 117 - 140.

Zoberi, M.H. (1961). Take - off of mould spores in relation to wind speed and humidity. Ann.Botany London II. 25 : 53 - 64.

Zoberi, M.H. (1973). Influence of water on spore release in *Cookeina sulcipes*. Mycologia 65 : 155 - 160.

Glossary	المصطلحات ومعانيها
Acervulus pl*., acervuli	كويمة كونيدية . (*acervus L. = بناء متراص) . كتلة من الحوامل الكونيدية والكونيديات متزاحمة بشدة توجد تحت الكيوتيكل أو تحت البشرة ولا تغطى بنسيج فطرى .
Aeciospore	جرثومة أسيدية وهى (*aikia Gr. = ضرر ، sporos = بذرة) . جرثومة ثنائية النوى تتولد فى وعاء أسيدى .
Aecium pl, aecia	وعاء أسيدى ،البثرة الأولى التى تتولد بعد الاندماج البلازمى وتحمل جراثيما أسيدية ثنائية النوى ، الطور I (فى رتبة فطريات الأصداء) .
Aerobe	حياه هوائية . (aer Gr. = هواء ، bios = حياه) . كائن يحتاج إلى أكسجين حر للتنفس
Aerobic	كائن هوائى .
Agaric	عيش غراب ذو خياشيم ، أو أحد أفراد فصيلة عيش الغراب .
Alternation of generations	تبادل الأجيال . تتابع الثالوسات الجاميطية والجرثومية فى دورة حياة كائن .
Anaerobic	لا هوائى . كائن لا يحتاج إلى أكسيجين حر أو جزيئى للتنفس .
Anamorph	غير كامل (ana Gr. = ثانية ، morphe = شكل) . الطور اللاجنسى (الكونيدى عادة) فى دورة حياة الفطر (أنظر telomorph) .

* إختصارات : .pl = الجمع ، .L = لاتينى ، Gr = يونانى

Annulus pl., annuli	طوق (.L*، حلقة) . حافة غشائية تحيط الساق فى أحد بالفطريات البازيدية الخصبة .
Antagonism	تضاد . علاقة بيئية بين الكائنات يحدث فيها أن يضار شريك أو أكثر أو تحدد نشاطها .
Antheridium pl., antheridia	أنثريدة (تصغير من اليونانية anthos = زهرة) . حوافظ مشيجية مذكرة .
Antibiosis	تضاد حيوى (.Gr ، anti = ضد ، bios = حياة) . إنتاج مضاد (أو مضادات) حيوية التى تؤثر على كائنات أخرى عكسيا .
Antibiotic	مضاد حيوى . مركب ذو وزن جزيئى عالى ينتج بواسطة كائن حى دقيق يعطى سما متخصص التأثيرات على كائنات حية دقيقة أخرى حساسة له .
Apomictic	(غير خلطى .Gr ، apo = يحتاج ، mixis = خلط) . النمو بدون الخلط
Apomixis	دون خلط . نمو منتج يكون طبيعيا نتيجة تكاثر جنسى بدون اندماج بلازمى ، إتحاد نووى ، أو إنقسام إختزالى .
Apophysis	أبو فيسس . (.Gr ، apo = يحتاج ، physis = نمو) . انتفاخ خلية خضرية تحت الحافظة الاسبورانجية فى بعض الكيتريديات .
Apothecium pl., apothecia	ثمرة أسكية قرصية (apo = يحتاج ، theke = غمد) . ثمرة أسكية تكون فيها الطبقة الخصيبة غير مغطاه بنسيج فطرى عند النضج
Appressorium pl., appressoria	عضو التصاق أو لاطئ (.apprimere L = يضغط ضد) . تضخم فى الخيط الفطرى أو

	أنبوبة الانبات التى تلامس العائل قبل أن يأخذ الاختراق محلة .
Arbuscule	إنتفاخ ، نهاية بشكل إنتفاخ للخيط الفطرى تتكون بواسطة بعض الفطريات الميكوريزية ولا تعرف وظيفة محددة له .
Archicarp	ثمرة أولية (Gr. archi = أول ، Karpos = ثمرة) . العضو أو الأعضاء المؤنثة والخلايا المدعمة (فى الفطريات الأسكية) .
Ascocarp	ثمرة أسكية أو زقية (Gr. ، askos = كيس ، Karpos = ثمرة) . حاملة الجراثيم الأسكية ، أو الثمرة الأسكية عديدة الخلايا المتكونة بواسطة أحد أفراد الفطريات الأسكية .
Ascogenous hyphae	هيفات أسكية . (Gr. = askos = كيس ، genesis = ينتج) تلك الهيفات ، التى تنشأ عادة من الثمرة الأسكية الأولية ، التى تنمو بعد ذلك إلى أكياس أسكية
Ascogonium pl., ascogonia	حافظة أسكية أو مولد أسكى ، (Gr. askos = كيس ، gone = ابن) . الخلية أو الخلايا فى الثمرة الأسكية الأولية التى تقوم بوظيفة حافظة مشيجية مؤنثة والتى تستقبل عادة الأنوية المذكرة وتنمو بعد ذلك إلى هيفات أسكية .
Ascospore	جرثومة أسكية (Gr. askos = كيس ، sporos = بذرة) . جرثومة تتولد داخل كيس أسكى .
Ascostroma pl., axcostromata	حشية أسكية (Gr. = stroma = كيس ، stroma = غطاء) . حشية تحمل أكياسا أسكية .

Ascus pl., asci	كيس أسكى (زق). الجمع زقاق (askos Gr. = كيس) الخلية التى يتم فيها الانقسام الاختزالى والتى تتكون فيها الجراثيم الداخلية ذات الأصل الجنسى .
Assimilation	تمثيل غذائى . امتصاص المواد الغذائية وتمثيلها داخل جسم الكائن .
Autoecious	أحادى العائل (autos Gr. = ذات ، oikos = منزل) . إمكانية اكمال دورة الحياة على عائل واحد (فى رتبة فطريات الأصداء) (أنظر heteroecious)
Autotrophic	ذاتى التغذية . (autos Gr. = ذات ، trophe = تغذية) . عدم الاعتماد على مصدر خارجى للغذاء العضوى (أنظر heterotrophic) .
Azygospore	لاقحة غير مخصبة أو جرثومة لازيجية (azygos Gr. = غير مناسب ، sporos = بذرة) . جسم يشبه الجرثومة الزيجية فى الشكل الظاهرى ولكنه من أصل لا جنسى (فى الفطريات الزيجية) .
Basidiocarp	ثمرة بازيدية . (basidion = قاعدة صغيرة ، karpos = ثمرة) . جسم ثمرى ينتج بواسطة أفراد الفطريات البازيدية ويحمل ثمارا بازيدية
Basidiole	وعئ بازيدى . (basidion Gr. = قاعدة صغيرة) تركيب فى الطبقة الخصيبة يشبه فى تركيبه الظاهرى الوعاء البازيدى بدون ذنيبات ويحتمل أن يكون وعاءا بازيديا غير ناضج أو تركيب عقيم بصفة دائمة ويوجد فى الطبقة الخصيبة لأفراد الفطريات البازيدية (أنظر Cystidium) .

Basidiospore	جرثومة بازيدية (.basidion Gr = قاعدة صغيرة ، sporos = بذرة) . جرثومة جنسية تتولد خارجيا على وعاء بازيدى .
Basidium pl. basidia	وعاء بازيدى (عميّد ، Gr. basidion = قاعدة صغيرة) . الخلية التى يحدث فيها الاتحاد النووى والانقسام الاختزالى والتى تحمل خارجيا جراثيما من أصل جنسى .
Binding hyphae	هيفات رابطة . هيفات غير مقسمة ، كثيرة التفرع ، سميكة الجدر توجد فى الثمرة البازيدية وهى تربط طرزا أخرى من الهيفات سويا (أنظر كل من ,generative lactiferous, and skeletal hyphae)
Biotrophic parasite	طفيل حيوى التغذية . (.bios Gr = حياه ، trophe = تغذية) . فطر يتطفل على كائن حى آخر والذى لا يقتل عائله ولكنه يتغذى على الخلايا الحية .
Bipolar sexuality	دورة جنسية ثنائية القطب (.bi L = اثنين ، polus = قطب) . طراز من التوالف الجنسى يحكم بواسطة جينات متعددة الأليلات توجد عند موقع واحد (أنظر tetrapolar sexuality)
Bitunicate	مزدوج الغلاف . (.bi, L = اثنين ، tunica = غطاء) . يملك جدار أسكى مزدوج (أنظر unitunicate) .
Blastic development	نمو برعمى أو جنينى . .blastos, Gr = برعم ، خلية جنينية) . تكوين جرثومة كونيدية بتضخم ونضج بادئ كونيدى يتميز عن الهيفات الخضرية أو الحامل الكونيدى وهى تتضخم قبل تكوين حاجز يفصل الجرثومة الكونيدية

	عن الخلية الأم . وفى النمو البرعمى الداخلى entron, Gr.) entroblastic development = الموجود بالداخل) ، لا تستمر بعض طبقات جدار الجرثومة الكونيدية مع طبقات جدار الخلية الأم . وفى النمو البرعمى الكلى = holos, Gr.) holoblastic development كل) تكون جميع طبقات جدار الخلية الأم مستمرة مع طبقات جدار الجرثومة الكونيدية (أنظر thallic development) .
Bolete	أحد البوليتات . (bolos Gr. = رمية) . أحد أفراد فطريات عيش الغراب توجد به أنابيب بدلا من الخياشيم .
Bromatium pl., bromatia	طعام . (bromatos Gr. = طعام) . نهايات هيفية متضخمة ، تستحدث وتستخدم كطعام بواسطة النمل الزارع للفطريات .
Budding	تبرعم . إنتاج خلية جديدة من نمو خارجى صغير أو بروز من الخلايا الأم (فى الخمائر أو الجراثيم) (أنظر fission) .
Capillitium pl., capillitia	خصيلة شعيرية (capillus, L. = شعيرة) . كتلة من الألياف العقيمة تنتشر بين الجراثيم داخل جسم ثمرى (فى الفطريات البازيدية المعديّة) .
Carpogenic cell	خلية مولدة ثمرية ، خلية تنمو إلى الحافظة الأسكية والخلايا المدعمة لها فى رتبة لابولبينيالات .
Catahymenium	طبقة خصيبة سفلية . (kata, Gr. = تحت أو أسفل ؛ hymen = غشاء) . أحد طرز الطبقة الخصيبة نشأت عمودية على الحويصلات

العقيمة والتى فى النهاية تخترقها الأوعية البازيدية ؛ وهى غير مغلطة (أنظر euhymenium) .	
لب . (Kentrom, Gr. = مركز) المحتويات الموجودة داخل الثمرة الأسكية ، متضمنة الجهاز الأسكى والخلايا العقيمة .	Centrum
أنظر tropism .	Chemotropism
جرثومة كلاميدية (Chlamydos , Gr. = عباءة ، sporos = بذرة) . جرثومة لا جنسية مغلظة الجدار وتمثل تحول خلية هيفية .	Chlamydospore
رابطة كلابية . نمو خارجى منحنى من خلية والذى عند انقسام الخلية يعمل كقنطرة تسمح بمرور إحدى النواتين الناتجتين من الانقسام إلى الخلية قبل الطرفية ، وبذلك تؤكد الابقاء على حالة ازدواج النوى (فى أفراد الفطريات البازيدية) .	Clamp (connection)
مغلق الطبقة الخصيبة . (Kleistos, Gr. = مغلق ، hymen = غشاء) . فى الأجسام الثمرية القرصية حيث تغطى الطبقة الخصيبة بنسيج خارجى أثناء جزء من النمو (أنظر gymnohymenial) .	Cleistohymenial
ثمرة أسكية مغلقة (Kleistos, Gr. = مغلق ، theka = صندوق) . ثمرة أسكية تحاط فيها الأكياس الأسكية بنسيج فطرى وبدون فتحات تتكون بانتظام .	Cleistothecium pl., cleistothecia
استعمار . غزو طبقة تحتية أو بيئة بواسطة فطر .	Colonization

Colony	مستعمرة . كتلة محددة من الخلايا أو الخيوط الفطرية النامية من خلية فردية ، جزء هيفى ، أو جرثومة .
Columella pl., columellae	عويمد، (columella ، L. = عامود صغير) . عامود صغير عقيم داخل تركيب يحمل جراثيما ، وهو غالبا امتداد للساق المدعمة .
Compatible	توافق . تصف الشريكين الفطريين الجنسيين القادرين على إنتاج تزاوج خصب كل مع الآخر .
Competition	تنافس . الطلب الملح من كائنين على جزء من بعض متطلبات الراحة (مكان ، غذاء ، إلخ) والتى لاتكون كافية لامداد جميع الكائنات الموجودة .
Competitive saprophytic ability	مقدرة التنافس الترممية . وهى المقدرة النسبية لنجاح المنافسة مع المترممات الأخرى .
Complementation	الإكمال . إكمال النقص بواسطة نواة المتسبب عن طراز (أو طرز) نووية أخرى فى المتباين النووى .
Conidiophore	حامل كونيدى . (Konis , Gr. = تراب ، phoros = يحمل) . خيط فطر ، عادة متخصص فى التركيب ، والذى يحمل جرثومة كونيدية أو أكثر .
Conidium pl., conidia	جرثومة كونيدية . (konis ، Gr. = تراب) . جرثومة لاجنسية رقيقة الجدار والتى تتولد طرفيا وخارجيا على الحامل الكونيدى وتتساقط عند النضج .
Constitutive dormancy	أنظر dormancy .

Coprophilous	محب للروث . (kopros , Gr. = روث ، philein = يحب) . أى يعيش على الروث .
Cortina	ستار . (مشتقة من cortis , L. = ستار أى غطاء الوجه) . برقع يمتد من حافة القلنسوة فى بعض الفطريات البازيدية الخصبة .
Crozier	خطاف . خطاف منحنى عند طرف هيفا أسكية والذى سيصبح الكيس الأسكى .
Crustose thallus	ثالوس قشرى . (crusta , L. = قشرة) . ثالوس مسطح قشرى الشكل والذى يلتصق بشدة بالطبقة التحتية (فى الأشنيات) (أنظر fruticose thallus, folios thallus .
Culture	مزرعة . (colere , L. = يزرع) . (١) لتنمية كائن أو (٢) النمو الناتج . وتحدث عادة على البيئات الصناعية للاستخدام التجريبى أو الصناعى .
Cystidium pl., cystidia	كيس عقيم . (Kyst ، Gr. = كيس) . خلية عقيمة تحدث بين الأوعية البازيدية وتبرز غالبا بعيدة عن الطبقة الخصيبة وتختلف فى شكلها الظاهرى عن الوعاء البازيدى (أنظر basidiole) .
Decay	أنظر Decomposition = تحلل
Decomposition	تحلل ؛ وهو فصل المادة إلى أجزائها المكونة ، مثل ، تحلل مادة عضوية بواسطة كائن دقيق .
Dermatophyte	فطر جلدى . (dermatos , Gr. جلد ، phyton = نبات) . فطر متطفل يهاجم ويسبب مرضا للجلد أو أحد زوائده .

Dikaryon	مزدوج نووى . (.di , L = اثنين ، Gr. ، karyon = نواه) . خلية أو خيط فطرى حيث توجد نواتين أحاديتى المجموعة الصبغية ومختلفتين وراثيا ، وهما من طرازين وتكونا وشيقتى الترافق فى أزواج بعد الاندماج البلازمى (أنظر heterokaryon ، monokaryon) .
Dikaryotic	ثنائى النوى . حالة ازدواج النوى .
Dimorphic	ثنائى التشكل . (.di , L = اثنين ، Gr. ، morphe = شكلى) . إنتاج شكلين مختلفين ظاهريا ، وليسا مطلوبين بالضرورة لاكمال دورة الحياة (فى المتطفلات على الحيوانات والتى تستطيع اعطاء شكلى الخلايا الفردية والميسليوم) .
Dimorphism	إزدواجية التشكل . حدوث شكلين مختلفين ظاهريا فى الكائن ثنائى التشكل .
Dioecious	ثنائى المسكن العائل . (.di , L = اثنين ، Gr. ، oikos = منزل) . توجد التراكيب التكاثرية المذكرة والمؤنثة على ثالوسات منفصلة .
Diplanetic	ثنائى الفترة السابحة . (.di , L = اثنين ، planos , Gr. = تجول) . يملك تتابعا لمرحلتى جراثيم هدبية مختلفتين فى الشكل الظاهرى ويفصلهما طور راحة (فى الفطريات البيضية) (أنظر monoplanetic) .
Diplanetism	إزدواجية الفترة السابحة . تتابع مرحلتى الجراثيم الهدبية فى كائن ثنائى الطور السابح
Diploid	ثنائى المجموعة الصبغية . (.diploos , Gr = ضعف) . يملك رقم ٢ن من الصبغيات داخل نواة واحدة .

إزدواجية المجموعة الصبغية . الاتحاد النووى لنواتين أحاديتى المجموعة الصبغية لتكونا نواة ثنائية المجموعة الصبغية ، خاصة فى المتباين النووى .	Diplodization
مرض . خلل وظيفى لكائن ، يتسبب بعوامل خارجية ، وينتج عنه أشياء غير طبيعية .	Disease
هدم الغذاء . التحلل الأيضى داخل كائن .	Dissimilation
كمون . فترة الراحة أو الحد الأدنى من النشاط الأيضى ، خاصة فى الجراثيم . يخضع الكمون التكوينى للكائن ، أما الكمون الخارجى فيخضع للظروف الخارجية .	Dormancy
ميكوريزا خارجية . (ecto , Gr. = الخارج ، mykes = فطر ، rhiza = جذر) . أحد طرز الميكوريزا حيث يتكون غمد من هيفات الفطر خارج الجذر (أنظر endomycorrhiza) .	Ectomycorrhiza
طفيل داخلى . (endon , Gr. = داخل ، bios = حياة) . ينمو كلية داخل العائل (أنظر interbiotic , epibiotic) .	Endobiotic
تولد داخلى . (endon , Gr. = داخلى ، genesis = يتولد) . يتولد أو يتكون داخل تركيب .	Endogenous
ميكوريزا داخلية . (endon , Gr. = داخلى ، mykes = فطر ، rhiza = جذر) . طراز ميكوريزى حيث تخترق هيفات الفطر الجذر ولايوجد غمد (أنظر ectomycorrhiza)	Endomycorrhiza
الجدار الداخلى للجرثومة . (endon , Gr. = داخلى ، sporos = بذرة) الطبقة الداخلية جدا	Endospore

	من جدار الجرثومة (أنظر , perispore epispore
Entrblastic development	(أنظر blastic developement) .
Entrothallic development	(أنظر thallic development) .
Epibiotic	طفيل خارجى . (epi , Gr. = فوق ، bios = حياه) . النمو على السطح الخارجى للعائل (أنظر endobiotic ، interbiotic) .
Epispore	جدار الجرثومة الخارجى (epi , Gr. = فوق ، sporos = بذرة) . الطبقة الخارجية جدا من جدار الجرثومة ، التى تكون غالبا مزركشة (أنظر endospore ، perispore) .
Epithecium	غلاف فوقى (epi ، Gr. = فوق ، theka = غمد أو غطاء) . طبقة من نسيج تغطى الأكياس الأسكية فى بعض الفطريات الأسكية القرصية
Eucarpic	حقيقى الاثمار . (eu ، Gr. = طبيعى ، karpos = ثمرة) . حالة يتحول فيها جزء فقط من الثالوس المثل إلى تركيب (أو تراكيب) تكاثرية .
Euhymenium	طبقة خصبة حقيقية . (eu ، Gr. = طبيعى ، hyuen = غشاء) . طراز من الطبقة الخصيبة تنشأ كأوعية بازيدية عمادية ؛ وتتغلظ أحيانا (أنظر catahymenium) .
Excipulum	تخت خارجى . pl. ، Excipula L.) = وعاء) . يوجد فى الفطريات الأسكية القرصية ، وهو نسيج أسفل الطبقة تحت الخصيبة ويكون الحافة العقيمة الخارجية تماما من الجسم الثمرى القرصى .

Exogenous	تولد خارجي . (.ex ، L = خارج عن ، genesis = يتولد) . التولد أو الانتاج خارج التركيب .
Exogenous dormancy	أنظر dormancy .
Exploitation	استغلال . علاقة بيئية متداخلة يعتدى فيها أحد الكائنات على كائن آخر لمصلحته الخاصة (تطفل أو فتراس) .
Facultative parasite	طفيل اختيارى . (.focultas ، L = مقدرة) . كائن يعيش طبيعيا كمترمم ولكنه تحت ظروف معينة يمكن أن يعيش كمتطفل (أنظر obligate parasite) .
Fermentation	تخمر . (.fermentam , L = خميرة) . تنفس لاهوائى ؛ أيض المركبات العضوية لا هوائيا .
Fertilization	إخصاب . الاتحاد الجنسى لكل من السيتوبلازم (الاندماج البلازمى) والأنوية (الاتحاد النووى) .
Fertilization tube	أنبوبة اخصاب . إمتداد من الأنثريدة يخترق جدار الحافظة البيضية ليصل إلى خلية البيضة والذى يمر خلاله البروتوبلازم الذكرى (فى الفطريات البيضية) .
Fission	انشطار أو انشقاق . إنقسام الخلية بواسطة التشقق أو تشقق الخلية إلى جزئين (أنظر budding) .
Flagellum pl., flagella	سوط . (.flagellum , L = كرباج) . تركيب بشكل الشعيرة يجر الخلية السابحة .
Flexuous hyphae	هيفات استقبال (.flexuosus , L = ممتد) .

	الهيفات فى الوعاء البكنى التى تقوم بالاندماج البلازمى مع جرثومة بكنية (فى رتبة فطريات الأصداء) .
Foliose thallus	ثالوس ورقى . (folium , L. = ورقة) . ثالوس مسطح بشكل ورقة النبات وينتشر فوق الطبقة التحتية ولكنه يتصل بها عند نقط محددة فقط (فى الأشنيات) (أنظر crustose thallus ، fruticose thallus) .
Fruticose thallus	ثالوس شجيرى . (fruticosus , L. = شجيرة) . ثالوس قائم أو متدلى (فى الأشنيات) (أنظر foliose thallus ، crustose thallus) .
Fungicide	مبيد فطرى . عامل كيميائى أو فيزيائى يقتل الفطر (أنظر fungistasis) .
Fungistasis	وقف نمو الفطر . تثبيط النمو الفطرى والذى لايكون مميتا (أنظر fungicide) .
Fungus pl., fungi	فطر . (fungus = ، L. أو mushroom = عيش الغراب) . كائن غير ذاتى التغذية عادة ذو خلايا خيطية الشكل ولها جدر وتمتص الغذاء فى صورة محلول مائى .
Funiculus pl., funiculi	حبيل سرى . (funis , L. = حبل) . حبل فطرى يصل الثميرة بالغلاف المحيطى (فى فطريات عش الطائر) .
Gametangium pl., gametangia	حافظة مشيجية . (gamete , Gr. = إنبات ، angeion = كيس) . خلية متكشفة تنتج أمشاجا محددة أو تحتوى بروتوبلاست غير متكشف يقوم بوظيفة الأمشاج المعروفة .

Gamete	مشيج أو جاميطة . (gamete , Gr. = إنبات) . خلية تكاثرية متكشفة ذات المقدرة على الاندماج النووى مع خلية تكاثرية أخرى مشابهة أو مغايرة .
Generative cell	خلية مولدة . فى الفطريات الأسكية الشعرية ، وهى الخلية التى تحمل حويفظة جرثومية .
Generative hyphae	هيفات مولدة . هيفات غير متخصصة رقيقة الجدر توجد فى الثمرة البازيدية (أنظر lactiferous, binding, and skeletal hyphae) .
Geotropism	أنظر tropism .
Germination	إنبات . (germen , L. = برعم صغير) . ظهور البروتوبلازم – الخضرى عادة – من جرثومة .
Gill	خيشوم أو صفيحة . بروز صفيحى الشكل مغطى بالطبقة الخصيبة ، ويتدلى من السطح السفلى للثمرة البازيدية فى بعض الفطريات البازيدية الخصبة .
Gleba	لب خصيب . (L. كتلة سميكة) . نسيج يحمل الجراثيم يقفل عليه غلاف محيطى طوال النمو (فى الفطريات البازيدية المعدية).
Gymnocarpic development	نمو ثمرى عارى . (gymnos , Gr. = عارى ، karpos = ثمرة) . نمو الثمرة البازيدية بحيث تكون الطبقة الخصيبة مكشوفة (معرضة) طوال فترة النمو (أنظر hemiangiocarpic ، pseudoangiocarpic) .
Gymnohymenial development	نمو طبقة خصيبة عارية (gymnos , Gr. =

	عارى ، hymen = غشاء) نمو الثمار الأسكية القرصية بحيث تكون الطبقة الخصيبة مكشوفة (معرضة) طوال فترة النمو (أنظر cleistohymenial) .
Haploid	أحادى المجموعة الصبغية . (haploss , Gr. = فردى) . يملك العدد الأساسى الفردى (ن) ، أو العدد المختزل من الكروموسومات فى نواة فردية .
Haploidization	تفريد المجموعة الصبغية = انقسام اختزالى . فى المتباين النووى ، تحول النواه ثنائية المجموعة الصبغية إلى نواة أحادية المجموعة الصبغية خلال سلسلة من الانقسامات الاختزالية حيث تتكون أنوية غير حقيقية المجموعة الصبغية .
Hapteron	ماسك . (haptein , Gr. = يلصق بـ) . عضو إلتصاق فى بعض الأشنيات وفى فطريات عش الطائر . وفى الأخيرة ، يكون الماسك عبارة عن هيفات صمغية جدا توجد عند قاعدة الحبيل السرى .
Haustorium pl., haustoria	ممص . (haustus , L. = جلب الماء) . امتداد هيفى متخصص ، يتكون بواسطة بعض الفطريات المتطفلة ، والذى يخترق خلية العائل ويمتص المواد الغذائية .
Hemiangiocarpic development	نمو ثمرى نصف مغطى . (Hemi , Gr. = جزئى ، angeion = كيس ، karpos = ثمرة) . نمو الثمرة البازيدية حيث تتكون الطبقة الخصيبة داخليا أثناء مراحل النمو الأولى ، ولكنها تصبح معرضة قبل النضج (أنظر gymnocarpic ، pseudoangiocarpic) .

Heteroecious	تباين العوائل . (heteros , Gr. = شكل مغاير ، oikos = منزل) . الاحتياج لأكثر من نوع عائل لاكمال دورة الحياة (فى رتبة فطريات الأصداء) (أنظر autoecious) .
Heterogamy	اتحاد مشيجى مغاير . (heteros , Gr. = شكل مغاير ، gamete = إنبات) . الاندماج البلازمى بين مشيجين يختلفان فى شكلهما الظاهرى (أنظر Isogamy) .
Heterokaryon	متباين نوويا . (heteros , Gr. = شكل مغاير ، karyon = نواة) . خلية تحتوى أنوية مختلفة فى تركيبها الوراثى أو ثالوس يتكون من مثل هذه الخلايا (أنظر homokaryon ، dikaryon) .
Heterokaryosis	تباين التلازم النووى . أنظر Heterokaryotic
Heterokaryotic	متباين التلازم النووى . حالة التباين النووى .
Heterothallic	متباين الثالوس . (heteros , Gr. = شكل مغاير ، thallos = أفرع) . حالة العقم الذاتى ، والتى تتطلب شريكا مختلفا للتكاثر الجنسى (أنظر homothallic) .
Heterothallism	تباين الثالوس . العقم الذاتى (أنظر homothallism) .
Heterotrophic	غير ذاتى التغذية . (heteros , Gr. = شكل مغاير ، trophe = التغذية) . أخذ الغذاء من مادة عضوية تكونت بواسطة كائن آخر ، فيعيش الأول كمترمم أو متطفل (أنظر autotrophic) .
Hilar appendix	نتوء سرى . السرة والتراكيب المصاحبة عند

	قاعدة الجرثومة البازيدية .
Holobasidium	وعاء بازيدى كلى . (.halos , Gr = كامل ، basidion = قاعدة صغيرة) . وعاء بازيدى يتكون من خلية واحدة (غير مقسم) (أنظر phragmobasidium) .
Holoblastic development	أنظر Blastic development .
Holocarpic	كلى الإثمار . (.holos , Gr = كامل ، karpos = ثمرة) . الحالة التى يتحول فيها جميع الثالوس المثل إلى تركيب تكاثرى (أنظر eucarpic)
Homokaryon	متماثل التلازم النووى . (.homos , Gr = مماثل ، karyon = نواة) . خلية تحتوى على أنوية ذات تركيب وراثى واحد فقط أو ثالوس يتكون من مثل هذه الخلية (أنظر heterokaryon) .
Homokaryotic	متماثل التلازم النووى . حالة التماثل النووى .
Homothallic	متماثل الثالوس . (.homos , Gr = متماثل ، thallos = فرع) . حالة الخصوبة الذاتية ، أى إمكانية التكاثر الجنسى بدون شريك (أنظر heterothallic) .
Homothallism	تماثل الثالوس . الخصوبة الذاتية . (أنظر heterothallism) .
Host	عائل . كائن حى يمد الغذاء ، وربما الحماية ، للفطر الذى يعيش عليه أو بداخله .
Humus	دوبال . (.L = أرض) . الجزء العضوى القاتم من التربة ويتكون معظمة من مواد نباتية متحللة جزئيا .

Hymenium pl., hymenia	طبقة خصيبة . (Gr. ، hymen = غشاء) . طبقة عمادية الشكل من الأكياس الأسكية أو الأوعية البازيدية ، متضمنة أى خلايا عقيمة مثل الأوعية البازيدية، الشعيرات العقيمة ، أو الحويصلات العقيمة .
Hymenophore	حامل الطبقة الخصيبة . (Gr. , hymen = غشاء ، phoros = حامل) . التراما الموجودة أسفل الطبقة الخصيبة مباشرة والتى تحمل الطبقة الخصيبة فى ثمرة بازيدية .
Hypertrophy	تضخم «تزايد حجمى» (Gr. , hyper = فوق ، trophe = الغذاء) . نمو زائد بصورة غير طبيعية لنسيج ، خلية ، أو مكونات الخلية .
Hypha pl., hyphae	خيط فطرى أو هيفا . (Gr. ، hyphe = خيط) . الجزء الخيطى لفطر ، يكون عادة مقسم ويتكون من خلايا عديدة فى تتابع خطى .
Hyphal body	جسم هيفى . جزء من الخيط الفطرى ينفصل ويتكاثر بالتبرعم أو الانقسام الثنائى (التشقق) (فى رتبة الفطريات الحشرية ، انتوموفثورالات) .
Hypogeous fungi	فطريات تحت أرضية . (Gr. , hypos = أسفل ، ge = أرض) . الفطريات التى تكون ثمارها الجرثومية تحت سطح التربة .
Inoculate	يعدى . (L. , inoculare = وضع طعم) . تقديم كائنات حية دقيقة ، أو مادة تحتوى عليها ، داخل أو على كائن حى أو طبقة تحتية.
Inoculum	لقاح . الجزء المستخدم فى العدوى .
Inoperculate	غير غطائى . (L. , in = ليس ، operculum

	= غطاء) . فى الأكياس الأسكية أو الحوافظ الجرثومية التى تفتح بواسطة ثقب يفتقر إلى غطاء (أنظر operculate) .
Interbiotic	تطفل بينى . (Inter , L. = بين ، bios , Gr. = حياه) . عندما يكون جزء من الثالوس داخل العائل وجزء خارجه (فى الكيتريديالات) . أنظر (endobiotic , epibiotic) .
Isidium	إيسيديوم . (is , Gr. = نسيج ، idios = يملكه أحد) . أنابيب أولية فى قشرة الأشن يمكن أن تكون اسطوانية ، صولجانية ، أو بأشكال أخرى .
Isogamy	إتحاد مشيجى مشابه . (isos , Gr. = مساو ، gamete = انبات) . الاندماج البلازمى بين أمشاج متماثلة فى الشكل الظاهرى (أنظر heterogamy) .
Karyogamy	اتحاد نووى . (karyon , Gr. = نواه ، gamos = زواج) . اتحاد نواتين .
Kinetosome	جسم حركى . (kinein , Gr. = يحرك ، soma = جسم) . جسم قاعدى يقع داخل الخلية والذى ينمو إلى ألياف بداخل السوط .
Lactiferous hyphae	هيفات لبنية . (lactis , L. = لبن) . هيفات مملوءة بسائل لبنى (أنظر binding ، generative and skeletal hyphae)
Lacunar development	نمو تثقبى . (lacuna , L. = ثقب أو فجوة صغيرة) . نمو الفطريات البازيدية المعدية حيث تتكون تجاويفا عن طريق تمزق نسيج اللب الخصيب

Lamella	صفيحة .lamellae , pl (مشتقة من lamina , L. = صفيحة رقيقة) . أنظر gill
Lichen	أشن أو أشنة . (lichen , Gr. = سرخس الشجرة) . ثالوس يتكون من طحلب وفطر مخلوطين ويعيشان فى علاقة تكافلية .
Life cycle	دورة الحياة . تتابع المراحل بعد طور نمو معين أو شكل جرثومى معين ، والتى تبلغ ذروتها بانتاج نفس طور النمو أو الشكل للجرثومة .
Loculate	مسكنى . (مشتق من .locus , L = مكان) . يحتوى تجاويفا .
Locule	مسكن . تجويف فى حشية ثمرية يحوى أكياسا أسكية ولا يحاط بجدار ينشأ من الثمرة الأولية أو التراكيب الجنسية الأخرى .
Lomasome	لوماسوم . (loma , Gr. = حاجز ، soma = جسم) . جسم ذو أشكال مختلفة يوجد بين الغشاء البلازمى وجدار الخلية .
Long-cycled	طويل الدورة . يملك تبادل الأجيال وجميع الأطوار الجرثومية الخمسة فى دورة الحياة (فى الأصداء) (أنظر short-cycled) .
Lysis	تحلل . (lyein , Gr. = يتكسر) . تحطم مادة أو خلايا بواسطة إنزيم أو عامل أخر .
Metabasidium	وعاء بازيدى تال . (meta , Gr. = تغير ، basidion = قاعدة صغيرة) . الخلية التى يحدث فيها الانقسام الاختزالى فى أفراد الفطريات البازيدية (أنظر probasidium) .
Mitotic crossing over	عبور ميتوزى . تبادل أجزاء الصبغيات

	(الكروموسومات) أثناء تفريد المجموعة الصبغية .
Mold	عفن . نمو فطرى زغبى على طبقة تحتية ، يتكون عادة من ميسليوم (غزل فطرى) خيطى .
Monoecious	وحيد المنزل . .Gr , monos = فردى ، oikos = منزل) . توجد الأعضاء التكاثرية المذكرة والمؤنثة على نفس الثالوس (أنظر dioecious).
Monokaryon	موحد نووى . (.Gr , monos = فردى ، karyon = نواة) . خلية أو خيط فطرى حيث توجد نواه أو أكثر وحيدة المجموعة الصبغية ، وجميعها من نفس الطراز الوراثى (أنظر dikaryon, heterokaryon) .
Monokaryotic	أحادى نووى . توفر حالة الموحد النووى .
Monoplanetic	أحادى الفترة السابحة . (.Gr , monos = فردى ، planos = تجول) . يملك جراثيما هدبية من طراز واحد فقط (فى الفطريات البيضية) (أنظر diplanetic) .
Monoplanetism	تكوين طور واحد فقط من الجراثيم الهدبية . (فى الفطريات البيضية) (أنظر diplanetism).
Mushroom	عيش الغراب . أحد الفطريات البازيدية الخصبة اللحمية ذات الصفائح ، ويستخدم هذا المصطلح عادة للدلالة على الأصناف التى تؤكل .
Mycelium pl., mycelia	ميسليوم أو غزل فطرى . (.Gr , mykes = فطر) . كتلة من الخيوط الفطرية ، وغالبا

يستخدم للاشارة إلى جميع الهيفات المكونة للثالوس .	
جيب فطرى . (mykes , Gr. = فطر ، angeion = وعاء) . فى بعض الخنافس ، وهو جيب خاص حيث يستطيع متكافلها الفطرى أن يستقر .	Mycetangium pl., mycetangia
علم الفطريات . (mykes , Gr. = فطر ، logos = دراسة) . العلم الذى يختص بدراسة الفطريات .	Mycology
موت .(nekros , Gr. = جسم ميت) . موت الخلايا أو الأنسجة ، بصفة خاصة كنتيجة لمرض .	Necrosis
طفيل رمى التغذية . (nekros , Gr. = جسم ميت ، trophe = الغذاء) . فطر يتطفل على كائنات أخرى والذى يقتل عائلة ويتغذى على الخلايا الميتة (أنظر biotrophic parasite) .	Necrotrophic parasite
تكاثر لا جنسى . إنتاج أبناء بدون تكوين جراثيما من أعضاء جنسية .	Nonsexual reproduction
القبعة النووية . جسم يحتوى على كمية كبيرة من الحمض النووى RNA ، ويوجد على جانب من نواة الجرثومة الهدبية أو المشيج .	Nuclear cap
طفيل حتمى . كائن لا تستطيع الحياة كمترمم ولا بد من أن يعيش كمتطفل (أنظر facultative parasite) .	Obligate parasite
أويدة . (oidion , Gr. = بيضة صغيرة) . خلية رقيقة الجدار تتحرر بتكسر الخيط الفطرى إلى الخلايا المكونة له . ويمكن للأويدة أن تقوم بدور جرثومة لا جنسية أو كعامل إخصاب .	Oidium pl., oidia

Oogamy	اتحاد مشيجى بيضى . (oon , Gr. = بيضة). أحد طرز الاتحاد المشيجى المغاير حيث يتم الاندماج البلازمى بين بيضة كبيرة غير متحركة ومشيج مذكر صغير ومتحرك أو سيتوبلازم مع أنثريدة .
Oogonium pl., oogonia	حافظة بيضية . (oon , Gr. = بيضة ، gone = طفل) . وعاء مشيجى مؤنث يحتوى على مشيج أو أكثر ومحددة .
Oosphere	بيضة . (oon , Gr. = بيضة ، sphaira = كرة) . كرة كبيرة من البروتوبلازم والتى تقوم بوظيفة البيضة أو المشيج المؤنث فى الحافظة البيضية .
Oospore	جرثومة بيضية . (oon , Gr. = بيضية ، sporos = بذرة) . جرثومة جنسية سميكة الجدار تنمو من خلية البيضة بعد الاندماج البلازمى أو أحيانا بالتوالد الذاتى .
Operculate	غطائى . (operculum , L. = غطاء) . كيس أسكى أو حافظة جرثومية تحمل غطاءا (أنظر inoperculate) .
Ostiole	فتحة . (ostium , L. = فتحة صغيرة) . ممر أنبوبى ينتهى بثقب ويمتد خلال عنق الجسم الثمرى القارورى ؛ فتحة أو ثقب تسمح بتحرر الجراثيم من أى ثمرة جرثومية .
Papilla pl., papillae	حلمة . امتداد بشكل نتوء ، على سبيل المثال ، على حافظة الجراثيم الهدبية .
Paraphysis pl., paraphyses	شعيرة عقيمة . (para , Gr. = جانب ، physis = نمو) . خلايا مستطيلة عقيمة توجد فى الطبقة الخصيبة مختلطة بالأكياس الأسكية

	؛ وهى تنمو لأعلى وذات قمم حرة .
Parasexual cycle	الدورة التزاوجية الجانبية (.para , Gr = جانب) . تتابع يتضمن تكوين المتباين النووى ، إزدواج المجموعة الصبغية ، وتفريد المجموعة الصبغية ، وينتج غالبا بتكوين أنوية مختلفة . وبعكس الدورة الجنسية ، يمكن أن تحدث الدورة التزاوجية الجانبية عند أى نقطة أو باستمرار على طول دورة الحياة .
Parasite	طفيل . (.parasitus , L = الشخص الذى يأكل على موائد الآخرين) . كائن يشتق غذاءه من كائن حى آخر ، وعادة – وليس دائما – يسبب ضررا للكائن العائل .
Parthenogenesis	توالد بكرى . (.parthenos , Gr = بكر ، genesis = توليد) . تكاثر يتضمن نمو الأمشاج المؤنثة دون حدوث اخصاب .
Partial veil	قناع جزئى . قناع يوجد فى بعض الفطريات البازيدية الخصبة يمتد من الساق إلى حافة القلنسوة .
Pathogen	طفيل أو كائن ممرض . (.pathos , Gr = مرض ، genesis = توليد) . طفيل يسبب مرضا لعائلة .
Pathogenicity	إثبات العدوى . المقدرة على انتاج مرض ؛ أو الكفاءة لأن يكون كائنا ممرضا .
Peridiole	ثميرة (.peridion , Gr جيب صغير) . فى رتبة فطريات عش الطائر ، وهو جزء منفصل من اللب الخصيب يحتوى على جراثيم بازيدية وتحاط بجدار محدد ، والتى تقوم بوظيفتها كوحدة انتشار .

Peridium pl., peridia	جراب ثمرى . (.peridion , Gr = جيب صغير) . الغطاء الخارجى تماما فى الثمرة الجرثومية .
Periphysis pl., periphyses	شعيرة مبطنة . (.peri , Gr = حول ، physis = نمو) . خيوط قصيرة شعيرية الشكل تحدث فى فتحة بعض الفطريات الأسكية القارورية .
Periplasm	بلازم محيطى . (.peri , Gr = حول ، plasma = شئ تكون) . فى بعض الفطريات البيضية ، وهو البروتوبلازم الذى يحيط بخلية البيضة داخل الحافظة المشيجية البيضية .
Perispore	الغلاف المحيطى للجرثومة . (.peri , Gr = حول ، sporos = بذرة) . غشاء يحيط بجدار الجرثومة الخارجى وليس دائم الاتصال (أنظر endospore, exospore) .
Perithecium pl., perithecia	ثمرة أسكية قارورية . (.peri , Gr = حول ، theka = كيس) . ثمرة أسكية مغلقة ينمو جدارها من الثمرة الأولية أو تراكيب جنسية أخرى ، ولها طرق منتظمة لتفتحها ، مثل بواسطة ثقب أو شق .
Phialide	فياليدة أو زائدة قارورية . (.phiale , Gr = وعاء شراب) . خلية طرفية فى حامل كونيدى داخله أو فوقه والتى تنتج الكونيديات بالتبرعم فى تعاقب ودون تغيير فى طول الحامل الكونيدى .
Phototropism	أنظر tropism .
Phragmobasidium	وعاء بازيدى مجزأ . (.phragmos , Gr = تجزئة ، basidion = قاعدة صغيرة) . وعاء بازيدى يقسم إلى أكثر من خلية واحدة

	بواسطة حواجز طولية أو عرضية (أنظر holobasidium) .
Pileus pl., pilei	قلنسوة . (piles , L. = قبعة) . الجزء المتمدد قبعى الشكل فى بعض الثمار البازيدية أو الأسكية والذى يحمل الطبقة الخصيبة .
Plasmogamey	إندماج بلازمى (plasma , Gr. = شئ تكون ، gamos = زواج) . إتحاد سيتوبلازم بروتوبلازمين ، ويكون جنسيا فى الطبيعة ويتبعه اتحاد نووى .
Polypore	عديد الثقوب (polys , Gr. = عديد ، poros = ثقب) . اسم شائع لأحد أفراد الأفيللو فورالات الذى يكون ثقوبا ؛ أحد الفطريات الرقّية .
Pore	ثقب . (poros , Gr.) . فتحة صغيرة ؛ وفى الفطريات البازيدية الخصبة ، هى فم الأنبوب .
Predator	مفترس . كائن يمسك بكائن آخر ثم يقتله ويستخدمه كغذاء .
Probasidium	وعاء بازيدى أولى . (pro , Gr. = قبل ، basidion = قاعدة صغيرة) . الخلية التى يحدث فيها الاتحاد النووى فى الفطريات البازيدية (أنظر metabasidium) .
Progamete	مشيج أولى . (pro , Gr = قبل ، gamete = إنبات) . فى الفطريات الزيجية ، طرف هيفى منتفخ سيتكشف إلى حافظة مشيجية ومعلق .
Protoperithecium pl., protoperithecia	ثمرة أسكية قارورية أولية . (protos , Gr. = أول) . الطور المبكر وحيد المجموعة الصبغية والذى سينمو إلى ثمرة أسكية قارورية بعد الاندماج البلازمى .

Pseudoangiocarpic development	نمو ثمرى مغطى كاذب . (pseudes , Gr. = كاذب ، angeion = كيس ، karpos = ثمرة) . نمو ثمرة بازيدية حيث تكون الطبقة الخصيبة غير الناضجة معرضة فى مراحل النمو الأولى ولكنها تصبح مغطاه بحافة القلنسوة المنحنية والقناع الجزئى (أنظر , hemiangiocarpic gymnocarpic) .
Pseudoparaphysis pl., pseudoparaphyses	شعيرة عقيمة كاذبة . (pseudes , Gr. = كاذب ، physis = نمو) . خيط عقيم ينمو لأسفل فى تجويف بعض الثمار الأسكية ، وعادة يتصل بالقاعدة .
Pseudoparenchyma	بارنشيمة كاذبة .(pseudes , Gr. = كاذب) . نسيج فطرى يتكون من خلايا متقاربة القطر وتشبه الخلايا البارنشيمية فى النباتات الراقية .
Pseudoseptum	حاجز كاذب . (pseudes , Gr. = كاذب ، septum = حاجز) . حاجز غربالى الشكل وبه ثقوب عديدة .
Pseudothecium	ثمرة أسكية كاذبة . (pseudes , Gr. = كاذب ، theke = غمد أو غطاء) . حشية أسكية تشبه الجسم الثمرى قارورى الشكل .
Pycnidium pl., pycnidia	وعاء بكنيدى . (مشتق من pyknos , Gr. = كثيف) . ثمرة جرثومية مغلقة تحتوى تجويفا يحمل جراثيما كونيدية .
Pycniospore	جرثومة بكنية . (pyknos , Gr. = كثيف) . جرثومة (عضو تذكير) تتولد فى وعاء بكنى فى اليوريدينالات .
Pycnium pl., pycnia	وعاء بكنى . (pyknos , Gr. = كثيف) . فى

	اليوريدينالات ، الطور O ، ويتكون من العناصر الذكرية المخصبة (الجراثيم البكنية) والعناصر المؤنثة ، هيفات الاستقبال .
Receptacle	تخت . ساق يحمل المنطقة الخصبة بالأكياس الأسكية أو الأوعية البازيدية (فى اللابولبنيالات والفاللالات) .
Resting spore	جرثومة ساكنة . جرثومة سميكة الجدار والتى تنبت بعد طور راحة (سكون) ، غالبا الشتاء .
Rhizoid	شبه جذر (.rhiza , Gr = جذر) . هيفات خطافية تشبه الجذر ؛ وفى الكيتريديالات ، الجزء الخيطى من الثالوس الذى يمتد داخل الطبقة التحتية .
Rhizomorph	شكل جذرى (.rhiza , Gr = جذر ، morphe = شكل) . أشرطة كبيرة متماسكة من هيفات الفطر تشبه الجذر .
Rhizoplast	بلاستيدة جذرية . (.rhiza , Gr = جذر ، plastos = متكون) . شريط يمتد من النواه إلى البلازم المحيطى فى الخلايا المتحركة .
Saprophyte	مترمم . (.sapros , Gr = متحلل ، phyton = نبات) . الفطر ، البكتيريا ، أو النبات الذى يتغذى على مادة عضوية ميتة .
Sclerotium pl., sclerotia	جسم حجرى . (.skleros , Gr = صلب) . جسم متصلب ، مقاوم أو فى طور الراحة ، يتكون من كتلة من النسيج الفطرى ، إما مع أو بدون نسيج العائل والذى ينمو إلى ميسليوم ، ثمرة جرثومية ، أو حشية ثمرية .
Septal pore cap	العلامة القوسية للحاجز المفتوح . شكل قبعة

	يتكون من الشبكة الاندوبلازمية ، يحدث مباشرة فوق ثقب الحاجز المفتوح (فى الفطريات البازيدية) .
Septum pl., septa	حاجز . (L. = سور) . جدار عرض فى الخيط الفطرى أو الجرثومة .
Sexual reproduction	تكاثر جنسى . إنتاج أبناء بعد الاتحاد النووى والانقسام الاختزالى عند نقطة منتظمة فى دورة الحياة . وقد يحدث الاندماج البلازمى أولا يحدث بواسطة أعضاء متخصصة أو بدونها .
Short-cycled	قصير الدورة . يملك أقل من خمس أطوار جرثومية فى دورة الحياة (فى اليوريدينالات) (أنظر long-cycled) .
Skeletal hyphae	هيفات هيكلية . هيفات سميكة الجدر ، متفرعة أو غير متفرعة ، مستقيمة أو منحنية قليلا ، توجد داخل الثمرة البازيدية (أنظر binding generativee and lactiferous hyphae .
Soredium pl., soredia	سوريديوم . (sorus , Gr. = بثرة). مجموعة محددة من خلايا فطرية وطحلبية تتكون بواسطة الأشن والتى يمكن أن تنتشر وتبدأ ثالوس أشنى جديد .
Sorus pl., sori	بثرة . (Gr. = بثرة) . تزاحم أو كتلة جراثيم ، كما فى البلازموديوفورالات ، اليوريدينالات ، واليوستيلاجينالات .
Spermatium pl., spermatia	بذيرة . (sperma , Gr. = بذرة أو انبات) . مشيج مذكر وحيد الخلية غير متحرك يصبح حرا قبل الاندماج البلازمى .

حويفظة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، angeion = وعاء ، olus , L. = مصغر) . حافظة جرثومية صغيرة تحتوى فقط على جرثومة اسبورانجية واحدة أو قليل منها ولا يوجد بها عويمد .	Sporangiole
حامل اسبورانجى . (sporos , Gr. = بذرة ، phoros = حامل) . خيط فطرى متحور يحمل الحافظة الجرثومية .	Sporangiophore
جرثومة اسبورانجية . جرثومة لاجنسية تنتج داخل حافظة جرثومية .	Sporangiospore
حافظة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، angeion = وعاء) . كيس يحمل جراثيم لاجنسية داخلية النشأة (جراثيم اسبورانجية).	Sporanigium pl., sporangia
جرثومة . (sporos , Gr. = بذرة) . وحدة تكاثرية جنسية أو لاجنسية محددة ، عادة تغلف بجدار صلب ، ويمكنها الانتثار . وبعكس البذور فى النباتات الراقية ، لاتحتوى الجرثومة على جنين .	Spore
ثمرة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، karpos = ثمرة) مصطلح عام لجسم عديد الخلايا أو عضو يحوى أو يحمل جراثيما ، مثل الثمرة الأسكية أو الثمرة البازيدية .	Sporocarp
وسادة جرثومية . (sporos , Gr. = بذرة ، doche = تخت) . حزمة من الحوامل الكونيدية تنشأ من حشية أو كتلة من الهيفيات .	Sporodochium pl., sporodochia
حامل جرثومى . (sporos , Gr. = بذرة ، phoros = حامل) . تركيّب ينتج أو يحمل جراثيما مثل الحامل الكونيدى ، الثمرة	Sporophore

الجرثومية ، أو الثمرة البازيدية .	
ذنيب . (.Gr = دعامة) . تركيب يشبه الذنب الصغير على الوعاء البازيدى ويحمل الجرثومة البازيدية .	Sterigma pl., sterigmata
عقيم . معقم (١) أنسجة أو تراكيب لاتنتج جراثيما ؛ (٢) غير ملوث بكائنات حية دقيقة .	Sterile
ساق . (.stipes , L = ساق) . الجزء ساقى الشكل لبعض الثمار الأسكية أو الثمار البازيدية الكبيرة ؛ أو أى ساق يحمل جراثيما.	Stipe
رئد أو هيفا جارية . خيط فطرى أفقى يمسك بالطبقة التحتية عند أماكن اتصاله بها (فى الميوكورالات) .	Stolon
حشية ثمرية . (.Gr = غطاء) . كتلة كثيفة من النسيج الخضرى ، تختلط أحيانا مع نسيج العائل ، وتحمل غالبا ثمارا جرثومية إما داخليا أو على سطحها .	Stroma pl., stromata
طبقة تحت خصيبة . (.sub , L = تحت ، .hymen , Gr = غشاء) . نسيج متكشف تحت الطبقة الخصيبة مباشرة التى تنمو إلى أكياس أسكية أو أوعية بازيدية وعناصر عقيمة فى الطبقة الخصيبة .	Subhymenium pl., subhymenia
طبقة تحتية . الوسط أو البيئة التى تخدم كمصدر غذاء و/ أو تدعم الفطر .	Substratum
تتابع . التغيرات المتتالية فى عشيرة الفطر على طبقة تحتية .	Succession
معلق . طرف هيفى متخصص يحمل حافظة	Suspensor

	مشيجية وفى النهاية جرثومة زيجية (فى الميوكورالات) .
Symbiont	متكافل (.sym , Gr = مع ، bios = حياة) . مرافق فى العلاقة التكافلية .
Symbiosis	تكافل . علاقة يعيش فيها كائنين مختلفين سويا . هذه العلاقة قد تكون ضارة ، مفيدة ، أو مغذية لأحد الشريكين أو كلاهما .
Symptom	عرض اصابة : التغيرات غير الطبيعية الظاهرة على الشكل الخارجى أو الحالة الفسيولوجية التى تنتج أثناء المرض .
Synnema pl., synnemata	ضفيرة كونيدية . (.syn , Gr = سويا ، nema = خيط) . حزمة من الحوامل الكونيدية ، تكون قائمة عادة .
Teliospore	جرثومة تيليتية (.telos , Gr = اكمالى ، تكميلى ، sporos = بذرة) . جرثومة سميكة الجدار فى طور الراحة ، وهى مكان حدوث الاتحاد النووى وتنتج الوعاء البازيدى (فى اليوريدينالات واليوستيلاجينالات) .
Telium pl., telia	بثرة تيليتية أو منشئ الجراثيم التيليتية ، (.telos , Gr = اكمال أو تكميلى) . البثرة النهائية (الطور III) المنتج فى اليوريدينالات وتنتج عنه جراثيم تيليتية .
Telomorph	الطور الكامل (الجنسى) . (.telos , Gr = اكمال ، morphe = شكل) . الطور الجنسى فى دورة حياة فطر (أنظر anamorph) .
Tetrapolar sexuality	دورة جنسية رباعية القطبية (.tera , Gr = أربعة ، .polus , L = قطب) . طراز من

	التوالف الجنسى تحكمه جينات متعددة الأليلات على موقعين يتولدان على كروموسومات منفصلة (أنظر bipolar sexuality) .
Thallic development	نمو خضرى أو ثالوسى . (thallos , Gr. = فرع) . تكوين جراثيم كونيدية بتقسيم الهيفا الخضرية أو الحامل الكونيدى إلى منشئات جراثيم كونيدية محددة ، والتى يمكن أن تتضخم بعد ذلك . وفى النمو الثالوسى الداخلى . entrothallic devolp. (entron , Gr. = الذى بداخل) ، تترسب طبقات جدار إضافية داخل جدر الخلية الأم ولا تشترك فى الجرثومة. أما فى النمو الثالوسى الكلى . Holocarpic development (holos , Gr. = كل) ، فإن جميع طبقات جدار الخلية الأم تشترك فى الجرثومة الجديدة (أنظر blastic development) .
Thallus pl., thalli	ثالوس . (thallos , Gr. = فرع صغير) . أى جسم نباتى خضرى بسيط يفتقر إلي جذور ، سوق ، وأوراق .
Tinsel flagellum	سوط بهرجانى (ريشى) . سوط يحمل خيوطا بسيطة تمتد من المحور الأصلى للسوط . (أنظر wiplash flagellum) .
Tissue	نسيج . تجمع هيفات أو خلايا هيفية قصيرة تتصل كل منها بالأخرى من جميع الجوانب .
Trama	تراما . النسيج العقيم فى الثمرة البازيدية .
Trichogyne	شعيرة أنثوية . (trichos , Gr. = شعرة ،

	gyne = امرأة) . هذا الجزء من الثمرة الأولية الذى يستقبل البروتوبلازم الذكرى ويكون غالبا طويلا وخيطيا .
Trichophoric cell	الخلية الحاملة للشعيرة الأنثوية . (trichos, Gr. = شعرة ، phoros = حامل). وهى الخلية التى تحمل الشعيرة الأنثوية فى اللابولبينيالات .
Tropism	انتحاء . (trope , Gr. = جذب إلى) . إنحناء أو نمو كاستجابة عادة جذب فى جانب معين ، إما تجاه (إيجابى) أو بعيدا عن (سلبى) ، ويستخدم عادة للتعبير (مثلا : إنتحاء كيميائى ، وهو الاستجابة لمادة كيميائية ؛ انتحاء أرضى ، وهو الاستجابة للجاذبية الأرضية ؛ انتحاء ضوئى ، وهو الاستجابة للضوء) .
Unitunicate	وحيد الغلاف . (unus , L. = واحد ، tunica = غطاء) . وجود طبقة واحدة فى جدار الكيس الأسكى . (أنظر bitunica) .
Universal veil	قناع عام . وهو قناع يحتوى كل الثمرة البازيدية أثناء مراحل النمو الأولى (فى بعض الفطريات البازيدية الخصبة) .
Urediniospore	جرثومة يوريدية (urere , L. = يحرق ، sporos , Gr. = بذرة) . جرثومة متكررة ثنائية النوى تتولد فى البثرة اليوريدية فى رتبة فطريات الأصداء .
Uredinium pl., uredinia	بثرة يوريدية أو منشئ الجراثيم اليوريدية . (urere , L. = يحرق) . البثرة التى تحمل الجراثيم اليوريدية فى رتبة فطريات الأصداء (الطور II) .

Vegetative	خضرى . خلية أو تركيب لا ينتج تراكيبا تكاثرية ، ويكون عادة فى الطور التمثيلى أى الأيضى .
Vesicle	فقاعة . (vesica , L. = مثانة) . كيس بشكل المثانة أو الفقاعة والذى تنضج داخله الجراثيم الهدبية ؛ أو أى خلية أو تركيب غشائى بشكل المثانة داخل الخلية .
Volva	لفافة . (volvere , L. = يلف) . تركيب كأسى الشكل عند قاعدة الثمرة البازيدية (فى الفطريات البازيدية) .
Whiplash flagellum	سوط كرباجى . سوط ناعم (أنظر tensel flagellum) .
Wornin body	جسم تحذيرى . عضى مستدير يحدث بالقرب من الحاجز العرضى على الأقل فى بعض الفطريات الأسكية أو الديتيرية .
Yeast	خميرة . فرد وحيد الخلية فى رتبة إندوميسيتالات ؛ يستخدم أحيانا كطور وحيد الخلية غير متحرك على سبيل المثال ، للمقارنة بالطفيليات الحيوانية ثنائية التشكل .
Zoosporangium pl., zoosporangia	حافظة الجراثيم السابحة . (zoon , Gr. = حيوان) . حافظة جرثومية تنتج بداخلها الجراثيم الهدبية (فى الفطريات الدنيئة) .
Zoospores	جراثيم سابحة (zoon , Gr. = حيوان ، sporos = بذرة) . جرثومة لاجنسية متحركة وتحمل سوطا أو سوطين (جرثومة هدبية) .
Zygospore	جرثومة لاقحية أو زيجية . (ygon , Gr. = إطار T يحمله إثنان ، sporos = بذرة) .

جرثومة جنسية سميكة الجدار فى طور الراحة تنتج من اتحاد حافظتين مشيجيتين (فى الفطريات الزيجية) .	
حامل الجرثومة الزيجية . (zygon , Gr. = إطار T يحمله إثنان ، phoros = حامل) . فرع هيفى متخصص يحمل فى البداية حافظة مشيجية وبعد ذلك الجرثومة الزيجية (فى الفطريات الزيجية) .	Zygosporophore
لاقحة أو زيجوت . (zygon , Gr. = إطار T يحمله إثنان) . خلية ثنائية المجموعة الصبغية تنتج من اتحاد مشيجين .	Zygote

التجميع والتجهيز الفنى
مكتب سلطان للتوريدات
شارع المدينة المنورة – البر الشرقى
شبين الكوم – منوفية ت : ٢٣٩٥١٧-٠٤٨

كتب الدار العربية للنشر والتوزيع

*** علم وتكنولوجيا الأغذية والتغذية**

— أساسيات التغذية الحديثة	د. حنفى هاشم
— أساسيات الزيوت ومنتجاتها	د. حنفى هاشم
— أساسيات حفظ وتصنيع الأغذية	د. صبحى سالم السيد
— أساسيات كيمياء الأغذية	جون دى مان
— أسس علوم الأغذية ط2	جون نيكرسون
— أنت والرجيم الغذائى	د. محمد كمال يوسف
— الأسرار الكامنة فى العسل واللقاح والبروبوليس والغذاء الملكى	د. محمد بن عبدالمرضى
— الأسس العلمية لتغذية الرياضيين وغير الرياضيين	د. عائشة عبد المولى
— الأطعمة ودورها فى التغذية والجداول الغذائية	د. محمد كمال
— الاتجاهات الحديثة فى تصنيع وتداول الأغذية المجمدة	د. يوسف الشريك
— التغذية الصحية للإنسان	موترام
— الرضاعة الطبيعية	د. رقية حسنى
— الرضاعة والفطام فى الطب والقرآن	د. محمد كمال
— الزيوت الطيارة	أ. د. الشحات نصر
— الطريق إلى الغذاء الصحى	د. مصطفى عبدالرازق
— الغذاء بين المرض وتلوث البيئة	د. أحمد عسكر
— الغذاء والأعشاب وصحة الإنسان	د. سمير عطية محمد
— المرجع العلمى فى تغذية الإنسان	د. سناء محمد
— المعاملات الحرارية فى مصانع الألبان	د. عبد الله جعفر
— المواد الحافظة للأغذية ط2	إيرش لوك
— الموسوعة المصرية لتغذية الإنسان ج1	د. محمد كمال يوسف
— تكنولوجيا اللحوم (الجودة - الحفظ - التداول)	د. يوسف الشريك
— تكنولوجيا صناعة السكر ومنتجات الكاكاوى والحلوى	د. فريال عبد العزيز
— تنمية المهارات العلمية فى مجال الصناعات الغذائية	د. مصطفى كمال

كتب الدار العربية للنشر والتوزيع

*** الفطريات والميكروبيولوجى**

– الفطريات ج1	د. محمد محمد عمار
– عالم الفطريات	د. محمد على أحمد
– علم الأحياء الدقيقة	د. عبد الله الرابطى
– عيش الغراب البرى والكمأة (الترفاس)	د. محمد على أحمد
– مقدمة فى علم الطفيليات	د. نهاد ولى الخالدى
– مقدمة فى علم الفطريات	د. سعد شحاته محمد
– أساسيات الميكروبيولوجيا الصناعية	د. جابر زايد بريشة
– التدريبات العملية لزراعة عيش الغراب (الأنواع التجارية)	د. محمد على أحمد
– التدريبات المعملية فى علم الكائنات الدقيقة (حجم كبير)	د. محمد أحمد الحداد
– التطبيقات فى علوم الأحياء	د. حمودى ذرب حيدر
– الطفيليات البيطرية	د. يحيى زكريا عطيفى
– الفطريات الصناعية	د. محمد على أحمد
– الكائنات الدقيقة عملياً ط2	د. هارى وسيلى
– المشروم واستخدامة	د. أحمد عليان
– زراعة عيش الغراب	د. محمد على أحمد
– طهى عيش الغراب وفوائده الغذائية والطبية	د. محمد على أحمد

*** الوراثة**

– التدريبات الوراثية المعملية ط2 (حجم كبير)	إلدون جاردنر
– التكنولوجيا الحيوية النباتية زراعة الأنسجة والهندسة الوراثية	د. محمد كمال البحر
– المختار فى المصطلحات الوراثية	د. لوئى محمد
– الوراثة ومستقبل الانسان (الهندسة الوراثية)	د. زيد شهاب منفخ
– بيولوجيا ووراثة الخلية ط2	د. فتحى عبد التواب

للدار إصدارات أخرى فى مجالات علوم التربة والأراضى والحشرات والميكروبيولوجى والوراثة وعلوم تكنولوجيا الأغذية والعلوم الهندسية والبيئية والعلوم البحتة وغيرها .